

SÉRIE A. N° 1076

N° D'ORDRE

1920

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Pierre P. GRASSÉ

Chargé de Conférences à la Faculté des Sciences de Montpellier

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES FLAGELLÉS
PARASITES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

20 DEC 1920

devant la Commission d'examen.

MM. DANGEARD *Président.*

DUBOSCQ

DEREIMS

} *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1920

SÉRIE A. N° 1076

N° D'ORDRE

1920

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Pierre P. GRASSÉ

Chargé de Conférences à la Faculté des Sciences de Montpellier

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES FLAGELLÉS
PARASITES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

20 DÉC 1926

devant la Commission d'examen.

MM. DANGEARD *Président.*

DUBOSCO

DEREIMS

} *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1926

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen M. MOLLIARD, *Professeur*, Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires.

P. PUISEUX.
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.



Professeurs

EMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
H. ANDOYER Astronomie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
E. HAUG Géologie.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
H. ABRAHAM Physique.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.
Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
C. MAURAIN Physique du globe.
P. MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
G. JULIA Mathématiques générales.
A. JOB Chimie générale.
N Géographie physique.
N Chimie (Enseignement P. C. N.).

E. HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement (P. C. N.).
G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.
E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).
V. AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
R. DONGIER Physique du globe.

Secrétaire Daniel TOMBECK.

AVANT-PROPOS

M. le professeur DUBOSCQ me chargea en 1921 de l'enseignement pratique de la Protistologie et de la Cytologie au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Montpellier. Les difficultés que je rencontrai, alors, dans l'étude des Flagellés intestinaux m'incitèrent à perfectionner les méthodes de fixation et de coloration de ces délicats Protozoaires; ces premières recherches furent le point de départ du présent travail.

Les observations et expériences que j'expose en détail dans ce mémoire ont été effectuées soit au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Montpellier, soit au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer.

Qu'il me soit permis d'adresser l'expression de ma profonde reconnaissance à mon maître, M. le Professeur DUBOSCQ, non seulement pour les conseils et les encouragements qu'il m'a prodigués, mais aussi pour l'affection qu'il m'a témoignée en toutes circonstances.

J'exprime à M. le Professeur BATAILLON ma gratitude pour la liberté et l'appui matériel qu'il m'a accordés.

MM. les Professeurs PAVILLARD et HOLLANDE m'ont fourni, à maintes reprises, de précieux renseignements; je les remercie bien vivement.

J'adresse une pensée d'affectueuse reconnaissance à M. le Professeur SOULIER qui n'a jamais cessé de m'aider de ses judicieux conseils.

Je tiens à remercier le Conseil d'administration de la Caisse des Recherches qui a bien voulu m'honorer d'une subvention grâce à laquelle j'ai pu poursuivre mes travaux dans des conditions satisfaisantes.

Je n'aurai garde d'oublier les nombreux services que m'a rendus notre fidèle garçon de laboratoire ET. ROUVIÈRE qui a si souvent utilisé ses moments de loisir à me récolter du matériel.

PROTISTOLOGICA V⁽¹⁾

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES

FLAGELLÉS PARASITES

PAR

PIERRE P. GRASSÉ

Chargé de conférences à la Faculté des Sciences de Montpellier.

SOMMAIRE

PARTIE SPÉCIALE

	Pages
CHAPITRE PREMIER. Matériel et technique.....	347
CHAPITRE II. Le genre <i>Proteromonas</i> Kunstler.....	354
A) Généralités : 1. Synonymie (p. 354). — 2. Diagnose du genre (p. 356). — 3. Les espèces (p. 356). — 4. Ethologie des <i>Proteromonas</i> (p. 358). — 5. La nage et la torsion (p. 360). — 6. Les phénomènes d'agglomération (p. 362) : <i>a</i>) description (p. 362) ; <i>b</i>) conditions expérimentales de l'agglomération (p. 364) ; <i>c</i>) expérimentation et interprétation (p. 365).	
B) Etude cytologique et biologique : 1. Historique (p. 369). — 2. La structure du trophozoïte (p. 370). — 3. Les colorations vitales (p. 377). — 4. La division (p. 378) : <i>a</i>) description (p. 378) ; <i>b</i>) interprétation et discussion des faits, signification des structures (p. 382). — 5. Les pseudo-kystes de multiplication (p. 385) : <i>a</i>) formation des pseudo-kystes (p. 385) ; <i>b</i>) accroissement cytoplasmique et multiplication nucléaire (p. 387) ; <i>c</i>) la formation des kystes secondaires (p. 390) ; <i>d</i>) la segmentation (p. 391) ; <i>e</i>) genèse du système basilaire (p. 395) ; <i>f</i>) les anomalies de la segmentation, les pseudocopulas (p. 397) ; <i>g</i>) étude expérimentale de la segmentation (p. 400) ; <i>h</i>) les formes d'involution (p. 405). — 6. Les kystes de résistance (p. 406). — 7. Examen critique des travaux de nos devanciers ; erreurs d'observation et d'interprétation (p. 407). — 8. Le cycle des <i>Proteromonas</i> (p. 412). — 9. La position systématique (p. 414).	
CHAPITRE III. Le problème des <i>Blastocystis</i>	414
1. Position du problème (p. 415). — 2. Habitat (p. 417). — 3. Les espèces (p. 418). — 4. Cytologie et cycle évolutif (p. 419) : <i>a</i>) les kystoïdes (p. 419) ; <i>b</i>) la formation des kystes résistants ou spores (p. 422) ; <i>c</i>) structure de la spore (p. 424) ; <i>d</i>) destinée de la spore (p. 424). — 5. Affinités et position systématique (p. 424).	

1. Voir, pour PROTISTOLOGICA I à IV, ces ARCHIVES, tome 64, fasc. 3 et 4, NOTES ET REVUE n° 3, VII et VIII.

CHAPITRE IV. Le genre <i>Tetramastix</i> Alexeieff.....	426
1. Historique (p. 426). — 2. Diagnose (p. 427). — 3. Etude monographique du <i>Tetramastix bufonis</i> (Dob.) (p. 427) : a) habitat (p. 427); b) locomotion (p. 428); c) morphologie (p. 428); d) division (p. 433); e) enkystement (p. 435); f) affinités et position systématique (p. 436). — 4. Autres espèces (p. 437).	
CHAPITRE V. Le genre <i>Monocercomonas</i> Grassi.....	438
1. Historique (p. 439). — 2. Diagnose (p. 440). — 3. Etude des espèces α <i>Monocercomonas melolonthae</i> (p. 440) : A) Habitat (p. 441); B) Le trophozoïte (p. 441) : a) individus grands et moyens (p. 441); b) individus petits (p. 446); C) Le kyste (p. 447); D) Rapports des <i>M. melolonthae</i> avec leur hôte (p. 447). β) <i>Monocercomonas orthopterorum</i> (p. 449) : A) Habitat et historique (p. 449); B) Le trophozoïte (p. 450); C) Le kyste (p. 452). — 4. Position systématique : <i>Monocercomonas</i> et <i>Eutrichomastix</i> (p. 452).	
CHAPITRE VI. Le genre <i>Polymastix</i> Butschli.....	454
1. Historique (p. 454). — 2. Diagnose (p. 455). — 3. Les espèces (p. 455) : A) <i>Polymastix melolonthae</i> (p. 455) : a) l'habitat; b) le trophozoïte; c) la division; d) le kyste; B) <i>Polymastix Legeri</i> (p. 459) : a) l'habitat; b) le trophozoïte. — 4. Position systématique et affinités (p. 461).	
CHAPITRE VII. Les Schizophytes ectoparasites des <i>Polymastix</i> et autres Flagellés.....	462
1. Cas du <i>Polymastix melolonthae</i> (p. 463) : A) <i>Fusiformis grandis</i> ; B) <i>Fusiformis melolonthae</i> . — 2. Cas du <i>Polymastix Legeri</i> (p. 467) : A) <i>Fusiformis Legeri</i> ; B) Bactérie indéterminée. — 3. Cas du <i>Lophomonas striata</i> : le <i>Fusiformis lophomonadis</i> (p. 468). — 4. Considérations générales sur les Schizophytes ectoparasites (p. 471).	
CHAPITRE VIII. Le genre <i>Trichomonas</i> Donné. Etude cytologique particulière.....	474
1. Nombre des flagelles (p. 474). — 2. Le biépharoplaste (p. 475). — 3. La côte et les grains paracostaux (p. 476). — 4. L'appareil parabasal (p. 479). — 5. L'axostyle (p. 482). — 6. Le cytoplasme et ses enclaves (p. 488). — 7. La division (p. 490). — 8. L'enkystement (p. 495). Espèces nouvelles ou mal connues : <i>Trichomonas anatis</i> Kotlan (p. 500). <i>Trichomonas lacertae</i> Prowazek (p. 502). <i>Trichomonas Alexeieffi</i> n. sp. (p. 505).	
CHAPITRE IX. Le genre <i>Eutrichomastix</i> Kofroid et Swezy (1915). Cytologie et rapports avec le genre <i>Trichomonas</i>	508
1. Etude cytologique de l' <i>Eutrichomastix colubrorum</i> (p. 508). — 2. Influence du milieu sur les <i>Eutrichomastix</i> et les <i>Trichomonas</i> (p. 512).	
CHAPITRE X. Sur le cycle des Trichomonades.....	518
1. Historique (p. 518). — 2. Recherches personnelles : A) Cas du Cobaye (p. 520); B) Cas du Crapaud, du Rat, du Canard et du Gecko (p. 523). — 3. Considérations générales (p. 525). — 4. Valeurs des espèces de <i>Trichomonas</i> et d' <i>Eutrichomastix</i> (p. 525).	
CHAPITRE XI. Le genre <i>Hexamastix</i> Alexeieff (1912).....	527
1. <i>Hexamastix batrachorum</i> (p. 527). — 2. <i>Hexamastix gryllotalpae</i> n. sp. (p. 529).	
CHAPITRE XII. Nouvelle interprétation de la structure des <i>Chilomastix</i>	532
1. Cytologie du <i>Chilomastix Caulleryi</i> (p. 533). — 2. Interprétation des structures (p. 535).	

PARTIE GÉNÉRALE

CHAPITRE XIII. L'appareil parabasal.....	537
1. Historique général (p. 537). — 2. Structure fondamentale et rapports avec les autres parties de la cellule (p. 538). — 3. Propriétés physico-chimiques (p. 543). — 4. L'appareil parabasal est un organe constant des Protomastigines (p. 548). — 5. La reproduction de l'appareil parabasal (p. 553). — 6. Signification et fonction (p. 554).	
CHAPITRE XIV. Comparaison des structures du spermatozoïde et des Protomastigines.....	563
1. Historique et question préalable (p. 563). — 2. L'appareil centrosomien et les flagelles (p. 565). — 3. Les autres organites (p. 569).	
CHAPITRE XV. Considérations générales sur le cycle évolutif des Flagellés parasites.....	571
CHAPITRE XVI. Essai systématique.....	574
CONCLUSION.....	577
Index bibliographique.....	579
Explication des planches.....	597

PARTIE SPÉCIALE

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Comme on en jugera par la suite, j'ai fait appel à un matériel varié dont je crois inutile d'indiquer en détail l'origine. Pour obtenir des Flagellés intestinaux en grand nombre, il est indispensable de s'adresser à des hôtes bien nourris et capturés depuis peu. Cette condition doit toujours être réalisée lorsque l'on désire étudier les phénomènes de reproduction. L'effet de la diète sur la faune intestinale hébergée soit par des Invertébrés, soit par des Vertébrés, est considérable; HEGNER (1922) en a montré l'importance pour les Protistes parasites des Batraciens. Beaucoup d'espèces disparaissent au bout de quelques jours de jeûne tandis que d'autres manifestent une remarquable résistance. J'ai utilisé cette propriété pour obtenir à l'état de pureté l'*Octomitus intestinalis* des Urodèles. En soumettant à une longue diète des *Molge* (*Euproctes*) *aspera*, j'ai réussi à éliminer tous les Protozoaires à l'exception des *Octomitus*, qui se réunissent en amas dans le mucus rectal. Cette méthode présente de gros avantages pour suivre, avec certitude, l'évolution du parasite.

La recherche des Flagellés intestinaux des Batraciens et des Reptiles exige quelques précautions ; pour peu que le bol fécal soit desséché, compact ou riche en débris terreux, les Flagellés se rassemblent dans la partie antérieure de la dilatation rectale et se localisent dans le mucus adhérent aux parois. Il faut toujours râcler cette portion de la tunique intestinale ; c'est elle qui donne les plus beaux stades de division.

Les Insectes terricoles, tels que Courtilières, larves de Tipules, de Coléoptères lamellicornes (*Melolontha*, *Rhizotrogus*, *Phyllognathus*, etc.) possèdent une ampoule rectale bourrée de débris terreux qui rendent difficile la confection des frottis. Les fragments de quartz quelque peu

volumineux empêchent d'obtenir les étalements minces qui permettent d'utiliser les forts grossissements. Pour obvier à ces inconvénients, je porte les larves dans des cristallisoirs pleins de terreau de saule humide ; puis, je sème du blé ou de l'avoine dont les racines conviennent bien à leur alimentation. Les Courtilières sont placées dans les mêmes conditions, mais, comme elles s'entre-dévorent, il est bon de les séparer ; on les nourrit de Lombrics. Au bout de quelques jours, il ne reste plus de terre dans le tube digestif, le terreau de saule se composant presque exclusivement de débris ligneux. On peut alors confectionner les frottis avec facilité.

Si la connaissance morphologique et biologique des Flagellés parasites marque un sérieux retard sur celle des Ciliés et des Sporozoaires, il faut en chercher la raison dans les difficultés techniques auxquelles se heurte le chercheur. La fixation et la coloration de ces Protistes généralement très petits, certains d'entre eux mesurent moins de $3\ \mu$, ne se réussissent pas à coup sûr. Et l'on ne trouvera point mauvais que j'expose avec quelques détails les procédés techniques qui m'ont donné les meilleurs résultats.

Notre méthode d'observation comprend trois phases :

I. — L'étude sur le vivant. La plupart des Flagellés intestinaux se comportent très bien dans le liquide de Ringer ou dans la solution de chlorure de sodium à 6 ou 8 pour 1000. Ils peuvent survivre plusieurs jours dans ces conditions si le milieu reste pauvre en oxygène. CLEVELAND a bien montré l'action nocive de ce gaz sur les Protistes de l'intestin. Il y a avantage à luter les préparations et pour ce faire j'utilise la vaseline pure.

II. — Les colorations vitales au rouge neutre, au bleu brillant de crésyl, au brun Bismarck, au violet dahlia, au vert Janus B. J'ai appliqué avec succès la technique de GICKLHORN, au bleu de méthylène ammoniacal, pour la coloration des flagelles et grains basaux.

III. — L'étude analytique des préparations fixées et colorées. On ne peut prétendre acquérir la connaissance des structures d'un Flagellé par un seul fixateur. La mise en évidence de tel ou tel organe réclame souvent un réactif spécial, d'où l'éclectisme que montrera le protistologue en matière de fixation.

Tout de suite, nous mettons en garde contre l'usage exagéré du liquide de Schaudinn (formule de Lenhossek), beaucoup d'erreurs commises par des naturalistes éminents n'ont d'autre cause que les arte-

faits provoqués par ce mélange. Nous l'utilisons généralement à chaud (40-42°) ; dès que le frottis, assez épais, est achevé, on le plonge brutalement dans le fixateur. La coagulation immédiate des albuminoïdes assure une adhérence parfaite des Flagellés à la lame. Il est inutile, sinon nuisible, de dessécher, même légèrement la préparation. Un séjour d'une dizaine de minutes suffit à bien fixer les Protistes. Au sortir du liquide de Schaudinn, on lave abondamment le frottis à l'eau courante, puis on le porte soit dans une solution iodo-iodurée faible, soit dans de l'alcool à 70° légèrement iodé. On ne remarque pas de différences entre les résultats, quel que soit le mode de lavage utilisé.

Les liqueurs picro-formol acétiques, établies d'après les formules de Bouin, de Duboscq et Brasil ou de Hollande, fixent aussi bien que le liquide de Schaudinn. MAC CLUNG préconise un mélange auquel je reconnais une véritable valeur cytologique. Il m'a rendu de grands services dans l'étude des Flagellés de la Courtilière et des Lamelliaires. En voici la composition :

Solution aqueuse saturée d'acide picrique...	75 cmc.
Formol à 40 p. 100.....	20 cmc.
Acide acétique glacial.....	5 cmc.
Urée	1 gr.

L'urée y joue le rôle de substance tampon. Les frottis peuvent rester un temps variable dans ce mélange, mais je conseille de ne pas les y laisser plus de douze heures. Les parties chromatiques de la cellule se colorent facilement après son emploi.

Si ces fixations sont précédées d'une exposition aux vapeurs d'acide acétique, pendant 15 à 120 secondes, la colorabilité des flagelles et des grains basaux se trouve exaltée, mais ce résultat s'obtient au détriment de la conservation générale du Protiste.

Les formules dont nous venons de parler contiennent toutes de l'acide acétique qui favorise grandement la coloration de certains organites (système basilaire, noyau), mais en altère et en détruit beaucoup d'autres. Son action néfaste sur le chondriome et l'appareil de Golgi est connu de tous, je me permettrai de rappeler qu'il dissout en partie ou en totalité l'appareil parabasal (CUTLER, 1919, WENRICH 1921, GRASSÉ 1924).

L'évolution d'un Flagellé ne peut être connue, avec certitude, que par l'observation minutieuse de tous les organites. L'étude qui ne fait

appel qu'aux fixateurs acétiques sera ou incomplète ou erronée. Plusieurs exemples démontreront l'exactitude de cette affirmation.

Les mélanges qui conservent le mieux les structures sont à base d'acide osmique. J'ai employé couramment un liquide de Flemming modifié qui a l'avantage de ne pas trop surfixer les Flagellés :

Acide osmique à 0,5 p. 100.....	1 vol.
Acide chromique à 0,5 p. 100.....	3 vol.
Acide acétique environ 5 gouttes pour 100 cmc.	

La durée de la fixation varie de 10 minutes à 24 heures.

Le mélange de Champy m'a toujours donné satisfaction. Je le tiens pour un des plus complets des fixateurs de l'arsenal cytologique. Mais la méthode suivante m'a fourni les résultats les meilleurs et les plus intéressants. Une petite goutte de contenu rectal, diluée ou non dans de la solution physiologique, est portée au-dessus d'une solution à 1 p. 100 d'acide osmique, contenue dans une salière de cristal. La qualité de la fixation dépend strictement de la durée de l'exposition aux vapeurs ; celle-ci varie avec les espèces. Pour les *Trichonymphines*, 15 à 20 secondes suffisent ; pour les *Cryptobia* et les *Diplozoaires*, 10 secondes ; pour les *Chilomastix*, *Tetramastix*, *Proteromonas*, 6 à 8 secondes. Puis la goutte est rapidement étalée. Si l'on craint le décollement des Flagellés, on peut ajouter une trace d'eau gélatineuse ou d'albumine de Mayer (pratique indispensable dans le cas des Flagellés libres). En agitant très vivement la lame, on fait évaporer l'excès de liquide ; un peu d'expérience apprend très vite à apprécier le degré de dessiccation suffisante. On porte alors la préparation dans l'eau courante où elle séjourne de 10 à 30 minutes, le temps du lavage est fonction de la durée de la fixation. Puis, mordantage par une solution d'alun de fer et d'ammoniaque à 3 p. 100 pendant 10 à 15 minutes, rinçage rapide à l'eau distillée, coloration à l'hématoxyline en solution à 1 p. 100¹ durant 10 à 15 minutes. On différencie sous le microscope par l'alun de fer à 1 p. 100.

Dans quelques cas, les colorations obtenues manquent de limpidité. Le plasma conserve une teinte gris sale qui masque partiellement les structures. Voici comment j'obvie à ces inconvénients ; le frottis après le lavage à l'eau courante est mordancé pendant 4 à 24 heures dans une

1. Solution obtenue par dilution d'une solution mère à 10 p. 100 d'hématoxyline dissoute dans l'alcool absolu.

solution d'alun de fer et d'ammoniaque à 0,5 ou 1 p. 100. Après un copieux rinçage à l'eau distillée, on le colore par une solution d'hématoxyline dont le taux varie, suivant le matériel, de 0,1 à 1 p. 100, le séjour dans ce bain sera de 10 minutes à 1 heure. Je recommande de ne pas trop l'allonger. La différenciation s'obtient avec des solutions faibles d'alun de fer, 0,5 p. 100 par exemple. Pour des températures variant entre 17 et 25°, il n'y a pas lieu de changer la durée des diverses manipulations.

Les préparations colorées seront lavées très longuement à l'eau courante. Si l'on veut obtenir plus rapidement le virage de l'hématoxyline, on utilisera l'eau de source additionnée de carbonate de lithium ou une solution aqueuse à 2 p. 100 de pyridine, qui donne instantanément des teintes allant du noir absolu jusqu'au gris bleuté. Je monte, suivant le cas, soit au baume du Canada, soit au sirop d'Apathy qui évite tout passage dans les solvants des lipoides.

Cette méthode, semble-t-il, va à l'encontre des théories classiques de la fixation. Comment en des temps aussi courts les vapeurs osmiques peuvent-elles assurer une bonne conservation des structures chromatiques et cytoplasmiques ? Je me suis rendu compte que l'action fixatrice de l'acide osmique est extrêmement rapide, presque immédiate. Si l'on arrête alors l'action du réactif, les colorations ultérieures ne subissent aucune gêne et la fixation est néanmoins excellente (tous les éléments cellulaires sont conservés). Pour peu que l'on allonge les temps d'exposition aux vapeurs, on provoque une oxydation énergique du plasma. Dans ces conditions, il se forme des composés stables, très difficilement colorables, qui donnent au Flagellé un aspect homogène complètement artificiel.

Chaque fois que l'on se servira de l'acide osmique, il importera donc de déterminer le temps limite qui permet d'obtenir une bonne fixation sans la formation de ces composés d'oxydation qui masquent les vraies structures.

Grâce à cette technique, j'ai mis en évidence des organites méconnus jusqu'ici. Elle conserve dans son intégrité l'appareil parabasal dont les constituants apparaissent en toute netteté. Le chondriome lui-même ne subit aucune altération, d'ailleurs les composés lipoides cellulaires (*sensu latissimo*) paraissent immobilisés par cette méthode¹. Je la tiens

1. POLICARD (1909) fixant des cellules rénales par les vapeurs d'acide osmique, puis les traitant par le formol a observé le noircissement des mitochondries ; cette observation indique la grande électivité de ce corps pour les substances lipo-protéiques.

pour spécifique vis-à-vis de l'appareil parabasal, qui se colore plus vigoureusement que le noyau et résiste plus longtemps à l'action du différenciateur. Elle agit de même sur l'appareil de Golgi des cellules sexuelles. Je ne cacherai point qu'elle présente certains inconvénients pour la coloration du noyau qui devient massif et dans lequel on reconnaît mal les chromosomes.

J'ai encore usé d'un autre procédé qui m'a donné des résultats aussi remarquables qu'inattendus. Les frottis débarrassés du liquide en excès sont immergés dans le fixateur dont voici la formule :

Solution aqueuse saturée de sublimé.....	100 cmc.
Acide trichloracétique.....	0 gr. 5 à 1 gr.

L'opération se fait à chaud (40-45°) et ne doit pas durer plus de 10 minutes. Puis lavage prolongé à l'eau courante, long mordantage à l'alun de fer à 1 p. 100 ; coloration à l'hématoxyline à 0,5 p. 100. Cette technique convient particulièrement bien aux *Trichomonas* chez lesquels elle conserve appareil parabasal et grains sous-costaux.

Le mélange suivant dont la formule est due au professeur DUBOSCQ donne des résultats intéressants mais inconstants :

Bichromate de potasse 3 p. 100.....	1 vol.
Sublimé à saturation.....	1 vol.
Acide chromique 1 p. 100.....	1 vol.

LUELMO (1923) a publié une technique pour la coloration de l'appareil de Golgi des Végétaux ; appliquée aux Flagellés, elle m'a rendu de réels services. La voici adaptée à ce matériel :

1. Fixation pendant 12 à 24 heures à une température supérieure à 30° dans le mélange suivant :

Nitrate de cobalt.....	2 gr.
Chlorure de sodium.....	0 gr. 8
Eau.....	100 cmc.

2. Lavage rapide à l'eau distillé.

3. Mordantage à froid, pendant une demi-heure, par le mélange :

Acide osmique à 2 p. 100.....	1 vol.
Acide chromique à 4 p. 100.....	1 vol.

4. Lavage à l'eau distillée.

5. Mordantage à l'alun de fer 3 p. 100 pendant 15 minutes ou à l'alun de fer 0,5 p. 100 pendant 24 heures.

6. Lavage à l'eau distillée.

7. Coloration par l'hématoxyline à 0.5 p. 100 pendant 15 minutes, à 40°.

8. Différenciation à l'alun de fer 1 à 3 p. 100 jusqu'à éclaircissement du fond.

9. Laver longuement à l'eau courante après passage dans une solution aqueuse de pyridine à 2 p. 100.

Par cette méthode j'ai coloré l'appareil parabasal, les mitochondries, les grains frontaux, etc.

Il nous resterait beaucoup à dire à propos de la fixation de l'appareil parabasal. Nous y reviendrons dans le chapitre consacré à l'étude de cet organe.

En résumé, il est indispensable, pour avoir une idée exacte de la structure d'un Flagellé, de faire des préparations de plusieurs sortes et d'user :

1° D'un fixateur riche en acide acétique pour bien mettre en évidence flagelles, blépharoplaste et noyau ;

2° D'un fixateur à base d'acide osmique, contenant tout au plus des traces d'acide acétique, pour la conservation de l'appareil parabasal et des divers constituants cytoplasmiques.

La coloration à l'hématoxyline ferrique peut être complétée par l'éosine qui a l'avantage de faire apparaître les flagelles insuffisamment teintés par l'hématoxyline. Le procédé de HOLLANDE (1920) est excellent : surcoloration par l'éosine en solution à 0,8 p. 100, puis insolubilisation par l'acide phosphomolybdique (1 p. 100). La triple coloration de Prenant permet d'avoir des images polychromes d'un bel effet. J'utilise indifféremment et avec un égal succès les méthodes de Chatton ou de Hollande, mais j'éclaircis toujours les préparations par l'essence de girofle.

Le mélange de Mann (éosine × bleu de méthyle) fournit des renseignements précieux sur les structures chromatiques. La double coloration safranine × vert lumière donne de bons résultats, mais inférieurs à ceux que l'on obtient avec l'hématoxyline. Il en va de même du chlorocarmine de Hollande qui a, en plus, l'avantage de bien montrer certaines granulations spéciales (grains frontaux).

Pour le débitage en coupe des Flagellés, j'ai eu recours, et toujours avec plein succès, à la double inclusion à l'agar-agar × paraffine telle que l'a décrite CHATTON en 1923. C'est un procédé de choix.

CULTURES. — J'ai rarement usé de ce mode d'investigation qui apprend peu de chose sur le cycle des Flagellés. Les milieux de J. DRBOHLAV, à base de liquide de Ringer et d'ovalbumine, m'ont permis de cultiver diverses espèces avec la plus grande facilité.

CHAPITRE II

Le genre PROTEROMONAS KUNSTLER (1883 b)

Heteromita DUJ. p. p. — *Monocercomonas* GRASSI, 1879, p. p. — *Proteromonas* KUNSTLER, 1883. — *Bodo* BÜTSCHLI, 1887, p. p. — *Prowazekella* ALEXEIEFF, 1912 a. — *Prowazekia* SWEZY, 1916 b. — *Schizobodo* CHATTON, 1917.

§ A. Généralités.

1. — SYNONYMIE

Bien qu'en 1912 ALEXEIEFF ait donné une synonymie partielle de ce genre, il me paraît utile de l'indiquer ici avec quelques détails. GRASSI, en 1879, nomme *Monocercomonas lacertae-viridis* un Flagellé, à deux fouets, parasite rectal des Lacertiens. En 1881, il l'appelle *Heteromita lacertae*. Le Protiste en question ayant deux flagelles, l'un antérieur, l'autre postérieur, BÜTSCHLI (1884) en fait un *Bodo*. En 1911, ALEXEIEFF montre qu'il existe entre ce Flagellé et les véritables *Bodo* de telles différences qu'il faut le retirer de ce genre. Il reprend alors le deuxième nom de GRASSI. Mais en 1913, il s'aperçoit que le terme *Heteromita* synonyme *pro parte* de *Bodo* ne peut convenir. J'ajoute que la diagnose donnée par DUJARDIN (1841) ne s'appliquait en aucune façon au parasite des Lézards ; elle concerne des espèces à flagelle antérieur mince et à flagelle postérieur épais, disposition inverse de celle de notre Protozoaire. Il restait donc à savoir si le terme *Monocercomonas* n'avait pas la priorité, mais la question est résolue par la négative. GRASSI a compris sous ce nom des *Trichomonas*, des *Eutrichomastix*, etc. ALEXEIEFF se

crut donc autorisé à créer le nouveau nom de genre *Prowazekella*.

O. SWEZY (1916 b) n'admet pas cette manière de faire et range ce Protiste parmi les *Prowazekia* (HARTMANN et CHAGAS). Ce changement consacre deux erreurs ; la première en tenant compte du terme *Prowazekia*, synonyme strict de *Bodo*, la deuxième en n'accordant pas de valeur générique propre au parasite des Lézards.

En 1917, CHATTON observe des Flagellés, à deux fouets, issus de kystes ; il crée pour eux le nouveau genre *Schizobodo*. Nous montrerons qu'il s'agit en réalité de *Proteromonas* ; le terme *Schizobodo* disparaît de la nomenclature.

Quoiqu'il en soit, aucun des noms proposés jusqu'ici n'était valable. En effet, KUNSTLER (1889) dans une note restée ignorée¹ avait appelé *Proteromonas dolichomastix* un Flagellé du Lézard des murailles, certainement identique à l'*Heteromita lacertae* de GRASSI. La citation suivante en fait foi : « Le corps, filiforme, présente une quinzaine de μ de longueur. En forme de lanière plate, étroite, allongée, le corps est plus ou moins onduleux, en S, et en même temps tordu sur lui-même ; ces dispositions montrent tous les degrés... L'organisme dont il s'agit ici est remarquable à première vue, par l'énorme extension que peut présenter son flagellum, qui atteint de deux à cinq fois la longueur du corps. C'est un filament assez gros, souvent ondulé et spiralé, qui étend au loin sa pointe fine. »

KUNSTLER avait créé le genre *Proteromonas* (1883) pour un parasite intestinal de la Cistude qu'il nommait *Proteromonas Regnardi* (apparemment espèce assez voisine de la précédente²). Il voyait dans ces Protistes des êtres très primitifs dépourvus de noyau. Il est piquant de rappeler qu'en 1883 (b) KUNSTLER reconnaissait lui-même l'*Heteromita* de GRASSI et hésitait à en faire un *Bodo*.

Il résulte de cet exposé que le nom générique qui a la priorité est

1. SENN (1900) fait par deux fois allusion au genre *Proteromonas*, voici ce qu'il en dit dans les généralités) sur les Protomastigines : « Einige allerdings noch zweifelhafte Arten (*Bacterioidomonas*, *Proteromonas* KUNSTLER) zeigen Anklänge an die Bakterien. »

Les *Bacterioidomonas sporifera* et *undulans* sont des Schizophytes vrais appartenant à la famille des Bacillacées. CHATTON et PÉRARD (1913) ont soigneusement décrit la première espèce sous le nom de *Metabacterium polyspora* et bien montré ses affinités réelles. Il ne s'agit en aucune façon d'un être intermédiaire entre les Flagellés et les Bactéries. L'existence de tels Protistes demeure purement hypothétique. Les soi-disant caractères primitifs des *Proteromonas* résultent, tout bonnement, d'une observation insuffisante. Plus loin, SENN place ces Protistes parmi les Flagellés trop mal définis pour être classés.

2. En 1911, ALEXEIEFF écrivait « ...si l'on examine ses figures (de KUNSTLER) de *Proteromonas Regnardi*, on reconnaît facilement dans ce Flagellé de la Tortue palustre (*Cistudo europaea* SCHNEID.), avec un très long et très fort flagelle dirigé en avant, *Heteromita lacertae* dont le flagelle dirigé en arrière était resté inaperçu ». Pour-quoi donc, l'année suivante, a-t-il créé le genre *Prowazekella* ?

incontestablement *Proteromonas* ; nous devons l'adopter pour nous conformer aux règles de la nomenclature zoologique dont l'application dans ce cas n'apporte pas de trouble grave.

2. — DIAGNOSE DU GENRE.

Flagellés habitant le rectum des Reptiles et des Amphibiens, possédant deux flagelles, l'antérieur très puissant, le postérieur traînant et beaucoup plus ténu. Un rhizoplaste met le système blépharoplastique en relation avec un granule centrosomien accolé au noyau et traverse un anneau chromatique permanent. L'appareil parabasal peut prendre un développement considérable, l'acide acétique ne le détruit que lentement. Le noyau sphérique, placé antérieurement, contient un caryosome excentrique et de la chromatine granuleuse. Absence à peu près totale de métabolie. La reproduction s'opère soit par division binaire longitudinale, soit par pseudo-kystes de multiplication. La dissémination est assurée par des kystes de résistance. Nutrition par osmose.

3. — LES ESPÈCES.

Proteromonas lacertae-viridis (GRASSI 1879 a)

Monocercomonas lacertae-viridis GRASSI, 1879 a. — *Heteromita lacertae* GRASSI, 1881. — *Bodo lacertae* (Gr.) BÜTSCHLI, 1884. — *Proteromonas dolichomastix* KUNSTLER, 1889. — *Prowazekella lacertae* (Gr.) ALEXEIEFF, 1912.

Habitat : Trouvé en abondance dans le rectum de *Lacerta viridis* (GRASSI, KUNSTLER), *L. agilis* (GRASSI, WENYON), *L. muralis* (GRASSI, KUNSTLER, PROWAZEK, DOBELL), de *Zootoca vivipara* (GALLI-VALERIO), d'*Agama stellio* (WENYON), de *Tropidurus torquatus* (PROWAZEK), de *Phyllodactylus gerrhopygus* (ESCOMEL, au Pérou). Je l'ai rencontré, en outre, chez *Lacerta ocellata*, *Tropidosaurus algirus* et *Acanthodactylus pardalis*. C'est donc un parasite cosmopolite (Europe, Afrique, Amérique) très répandu chez les Sauriens. Je dois ajouter que GRASSI (1888 b) déclare l'avoir trouvé dans le sang de *Lacerta viridis*. Pour ma part, malgré des examens portant sur des centaines de Lézards, je n'ai jamais pu l'observer dans d'autres organes que l'intestin¹.

1. Il est très vraisemblable que les *Bodo* signalés, dans le sang de divers *Lacerta*, par LABBÉ se rapportent à cette espèce.

La taille de cette espèce oscille entre 4 et 23 μ de long, sur 2 à 5 μ de large. La forme habituelle est celle d'une lancette, mais on voit fréquemment des individus trapus qui peuvent même devenir complètement sphériques. L'extrémité postérieure, comme l'a déjà dit PROWAZEK, peut être bi ou trifide; plus loin, nous montrerons comment on obtient expérimentalement cette malformation.

Dans les petites formes, le flagelle antérieur mesure jusqu'à trois fois et demi la longueur du corps, tandis que, dans les grandes de 15 à 22 μ , il a moins du double. La dimension du flagelle traînant varie à peine, elle ne s'écarte guère de 28 μ . KUCZYNSKI signale des individus exceptionnellement grands (28 μ) à flagelle antérieur de 80 μ . WENYON en trouve chez lesquels le fouet antérieur a cinq fois la longueur du corps et le fouet postérieur trois fois.

Proteromonas lacertae-iridis var. *tarentolae* (CHATTON 1917)

Schizobodo tarentolae CHATTON, 1917. — *Prowazekella tarentolae* (CHATTON) GRASSÉ, 1925 a.

Je mets, au rang de variété, le *Proteromonas* découvert par CHATTON dans les Geckos (*Tarentola mauritanica*) de Tunisie, où je l'ai retrouvé ainsi que dans ceux de Banyuls. Cette variété se reconnaît à la puissance et à la forme tronconique de l'anneau qui entoure son rhizoplaste et à sa grande propension à engendrer des kystes de multiplication.

Proteromonas longifila (LEMMERMANN 1913)

Heteromita lacertae (GR.) ALEX., 1910, p. p. — *Prowazekella lacertae* (GR.) ALEX., 1912, p. p. — *Prowazekella longifila* LEMM., 1913. — *Prowazekia lacertae* O. SWEZY, 1916.

Habitat : Rectum de Tritons, de *Salamandra maculosa*, d'*Axototl* (ALEX.) ; je n'ai pu le retrouver que chez la Salamandre, où il est très commun. En Amérique, O. SWEZY le signale chez trois Amphibiens de Californie : *Diemyctylus torosus*, *Plethodon oregonensis* et *Batrachoseps attenuatus*.

La forme générale de cette espèce varie passablement. Nous y distinguerons le type aciculé à contours très réguliers, à extrémités fortement acuminées (surtout la postérieure) (fig. 1 c), le type claviforme, dont la

moitié ou le tiers antérieur est renflé, tandis que le reste du corps s'effile en pointe courte (fig. 1 a) et le type trapu (fig. 1 b) à partie antérieure très grosse et globuleuse et à extrémité postérieure grêle et brève. Mais le trait le plus caractéristique réside dans l'extraordinaire développement du flagelle antérieur dont la longueur atteint de trois fois et demi à quatre fois celle du corps.

Le tableau suivant indique les différences qui existent à ce point de vue avec le *P. lacertae*.

	Long. du corps.	Long. flagelle ant.	Long. flag. post.
<i>P. lacertae</i>	11,6 μ	36 μ	28 μ
	15 μ	35 μ	28 μ
	21 μ	38 μ	29,5 μ
<i>P. longifila</i>	9 μ	30 μ	23 μ
	10,5 μ	44 μ	29 μ
	11 μ	44 μ	31,5 μ
	12 μ	45 μ	22 μ

Cette espèce paraît être inféodée strictement aux Amphibiens aussi ; n'hésitons nous pas à y incorporer la *Prowazekia lacertae* de SWEZY.

Proteromonas Regnardi KUNSTLER 1883.

Cette espèce douteuse habite l'intestin de la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*). Elle n'a pas été revue. Je l'ai cherchée, mais en vain. On ne pourra se prononcer sur sa valeur qu'après une nouvelle étude.

4. — ETHOLOGIE.

Ces Protistes habitent normalement la dilatation rectale de leur hôte. Ils se tiennent de préférence dans le mucus qui tapisse la muqueuse intestinale et la périphérie du bol fécal dont la partie centrale plus ou moins desséchée ne leur convient pas. La portion antérieure du rectum est toujours la plus richement peuplée. D'autre part, la composition du contenu rectal joue un rôle certain dans la densité de l'infestation ; si les particules terreuses dominent, le Flagellé se raréfie ; si les débris d'Insectes abondent, il se multiplie intensément.

Les *Proteromonas lacertae* fourmillent parfois dans l'urine des Lézards, où on les trouve parmi les cristaux d'urates qu'ils déplacent brutalement. Chez une Salamandre, soumise à un jeûne de deux mois, le rectum contenait un nombre très faible de Flagellés, tandis que, dans l'intestin, les



FIG. 1. *Proteromonas longifila* de la Salamandre : a, type claviforme; b, type trapu; c, type aciculé (d'après le vivant).

Proteromonas formaient l'élément dominant d'une riche association de Flagellés (*Octomitus*, *Trichomonas*, *Chilomastix*), mais disparaissaient dans la portion voisine de l'estomac. Cette extension d'habitat peut être due à une modification du milieu intestinal provoquée vraisemblablement par le jeûne. Des *Proteromonas* solitaires se rencontrent assez souvent dans la partie antérieure de l'intestin; par contre, les y trouver en grand nombre est tout à fait exceptionnel.

Chez les Lézards, y compris les Geckos, *Proteromonas* est associé généralement à de nombreuses espèces de Protistes. En voici la liste :

Eimeria sp. (peut être *E. Railleti*) sous forme d'ookystes; j'ai trouvé fréquemment et en abondance des schizozoïtes vivants et mobiles (il existe d'ailleurs des schizontes dans la muqueuse rectale), *Entamoeba lacertae* (HARTM.), *Trichomonas lacertae* (PROW.), *Trichomonas (Eutrichomastix) colubrorum* HAMM., *Chilomastix* sp. (très petit et rare), *Embadomonas saurarum* n. sp., *Blastocystis enterocola* ALEX., *Bacillus lacertae* ALEX.

Je dois ajouter que l'on rencontre en outre, et chez tous les Sauriens, le *Basidiobolus lacertae*, Champignon oomycète, le plus

souvent à l'état de cellules conidiennes sphériques. Chez un Gecko provenant du Sud-Tunisien, j'ai rencontré un magnifique *Nyctotherus* à caryophore qui appartient vraisemblablement à une nouvelle espèce, *Nyctotherus Haranti*, dont la description sera donnée dans un autre travail.

Chez la Salamandre, l'association atteint un plus haut degré de complexité. Elle est fort remarquable par sa constance relative :

Proteromonas longifila LEMM., *Trichomonas Prowazeki* ALEX., *Chilomastix Caulleryi* ALEX., *Octomitus intestinalis* (DUJ.), *Blastocystis enterocola* ALEX., Bacilles flexibles et autres Schizophytes, Ookystes d'*Eimeria*, *Basidiobolus ranarum*.

La coexistence dans un même animal d'un aussi grand nombre de Protistes différents élève un gros obstacle à la découverte des cycles. Les chances de confusion s'en trouvent considérablement multipliées et beaucoup de naturalistes ne surent pas éviter ce redoutable écueil. Avant d'entreprendre l'étude spéciale d'une espèce parasite, il nous paraît très utile, sinon indispensable, de se familiariser avec la flore et la faune intestinales de l'hôte; ce travail préliminaire confère, aux résultats obtenus, une valeur scientifique qui n'est point négligeable.

Ces associations de parasites sont facultatives; leurs membres ne sont unis par aucun lien direct; la présence de l'un n'implique nullement la présence ou l'absence de tel autre. A ce propos, nous remarquerons que la spécificité parasitaire stricte n'apparaît que rarement chez les Flagellés intestinaux (*Trichonymphines* s. l. exceptées). Le plus souvent, la même espèce peut être hébergée par plusieurs hôtes appartenant, il est vrai, à des groupes zoologiques voisins.

5. — LA NAGE ET LA TORSION.

Les *Proteromonas* se déplacent toujours en nageant. Ils ne deviennent pas amoeboïdes et ne rampent jamais. Ils sont capables toutefois de se déformer pour passer entre deux débris ou sortir d'un kyste, sans manifester pour cela une véritable métabolie. Ils nagent, au moins, de deux façons. Le plus souvent des ondes régulières parcourent le fouet antérieur et lui font décrire plusieurs longues spires (fig. 1, pl. VIII). En même temps, le corps tourne de droite à gauche autour de l'axe de translation et le flagelle postérieur traîne à peu près inerte. D'autres fois, le flagelle antérieur s'étend droit en avant, tandis que son extrémité libre

vibre à la manière de celle d'un *Peranema* ; le second fouet, enroulé autour du Protiste, peut se comparer à la ficelle d'une toupie et semble tirer sur le corps en lui imprimant un mouvement giratoire (fig. 2, pl. VIII). La vitesse du *Proteromonas* est alors très faible, ce qui s'explique par le peu d'action du flagelle antérieur, seul vrai propulseur de l'animal.

Beaucoup de *Proteromonas* subissent une torsion sénestrogryre qui a été observée par PROWAZEK. Elle n'apparaît pas sur les *P. longifila* du type claviforme, ni sur les *P. lacertae* trapus. Seuls, sont tordus les exemplaires étroits et foliacés, dont la longueur dépasse quatre fois la largeur. Le corps de l'animal en mouvement devient comparable à une feuille de caoutchouc qui serait tirée, dans l'eau, par une ficelle tournant sur elle-même. Dans ces conditions, la feuille s'enroule en vrille sur son grand axe vers la gauche ou vers la droite, selon le sens de la rotation de la ficelle. La grandeur de la torsion dépend, en partie, de la vitesse du système.

Dans les *Proteromonas*, la torsion ne dépasse pas, le plus souvent, un demi-tour de spire, mais il n'est pas rare de lui voir atteindre un tour complet (fig. 2, pl. VIII) ; très exceptionnellement, on en compte deux, deux et demi (fig. 3, pl. VIII). KOFOID et SWEZY (1915 et 1920) ont les premiers attiré l'attention sur le sens de la torsion des Flagellés. D'après eux, Polymastigines, Hypermastigines et Dinoflagellés sont fondamentalement sénestres (leiotropic) ; seuls, *Holomastigotes* et *Spirotrichonympha* feraient exception à la règle. *Proteromonas* entre donc dans le cas général, mais il importe de remarquer que sa torsion n'est pas d'origine morphologique, puisque les individus sortant de division ou s'échappant d'un kyste ne la présentent jamais. Elle apparaît comme la conséquence d'un fonctionnement, elle exprime la réaction passive de l'organisme à un système de forces extérieures, elle traduit un état d'équilibre. Parmi les principaux facteurs qui entrent en jeu, citons la force tractoire du flagelle, la viscosité du liquide et la vitesse de l'animal.

Cette torsion physiologique se compare malaisément à celle des *Pyrsonympha*, *Streblomastix*, *Spirotrichonympha*, *Holomastigotes* et autres Flagellés des Termites chez lesquels elle est primitive et morphologique. Cette notion ressort nettement des travaux de V. DOGIEL (1922) sur les premiers stades de *Spirotrichonympha africana* et de DUBOSCQ et GRASSÉ (1925) sur *Holomastigotes elongatum*. Mais l'une ne dériverait-elle pas de l'autre ? A l'origine, la torsion n'aurait-elle pas toujours été physiologique ? Question que nous laisserons sans réponse, en faisant

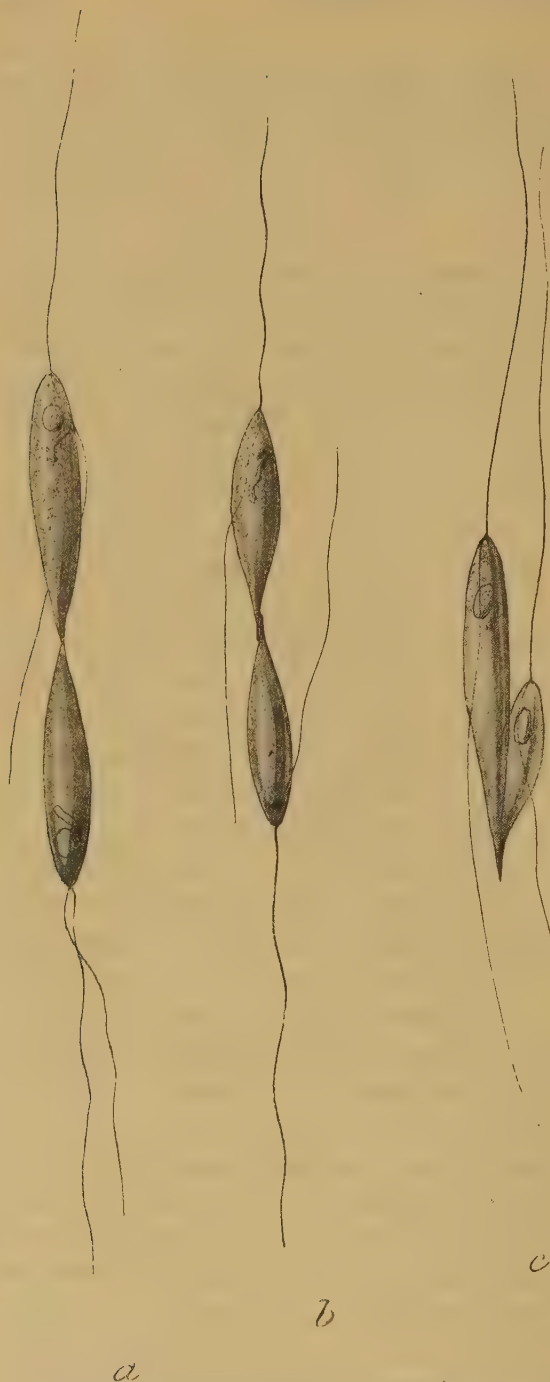


FIG. 11. Début de l'agglomération des *Proteromonas lacertae*. Mise en contact : a, pointe contre pointe ; b, un peu latérale ; c, franchement latérale (d'après le vivant).

d'ailleurs remarquer qu'elle pose, en outre, le problème tant controversé de la transmission des caractères acquis.

6. — LES PHÉNOMÈNES D'AGGLOMÉRATION.

a) DESCRIPTION. —

Les *Proteromonas*, placés dans certaines conditions, s'attachent les uns aux autres par leurs extrémités postérieures, formant ainsi des rosaces d'agglomération qui comptent souvent plus de cent individus. Le phénomène sévit par crises et frappe alors la presque totalité des Flagellés sur lesquels on expérimente. PROWAZEK (1904) fut le premier à voir ces « Agglutinationssterne ». ALEXEIEFF (1911) y fit allusion, mais ne dit rien de leur signification.

La marche du phénomène se suit facilement entre lame et lamelle. Deux individus s'accolent par leurs

extrémités postérieures, soit pointe contre pointe (fig. II *a*), soit un peu latéralement (fig. II *b*) et se placent sur le même axe, mais en sens inverse. Parfois l'union s'opère bien par les régions postérieures, mais les deux Protistes restent côte à côte (fig. II *c*). Souvent la fixation se fait par l'intermédiaire d'une boule de mucus ou de gelée bactérienne (fig. III). Bientôt, d'autres *Proteromonas*, passant au contact du couple, s'engluent par leurs extrémités postérieures et restent prisonniers. Ainsi s'édifient peu à peu les grandes rosaces (fig. IV), mais j'ai l'impression fort nette que certaines d'entre elles comportent, d'emblée, un nombre élevé d'individus. Ces observations sont conformes à celles que firent LAVERAN et MESNIL sur le *Trypanosoma Lewisi*.



FIG. III. Petite rosace autour d'une sphère de mucus.

Les Flagellés, groupés de la sorte, conservent toute leur vitalité et ne manifestent aucune altération de leur structure. Leurs mouvements flagellaires étant très violents, ils paraissent faire effort pour se libérer et y parviennent assez souvent. Au centre des grandes rosaces, on reconnaît parfois le cadavre arrondi d'un *Proteromonas*. La même remarque a été faite par LAVERAN et MESNIL (1912) pour les Trypanosomes et par SCHINDERA (1922) pour *Cryptobia heliciis* LEIDY.

b) CONDITIONS EXPÉRIMENTALES DE L'AGGLOMÉRATION. — Lorsqu'on ouvre un rectum de Reptile ou de Batracien contenant des *Proteomonas*, on n'observe jamais de rosaces; mais, si on place les Flagellés, par

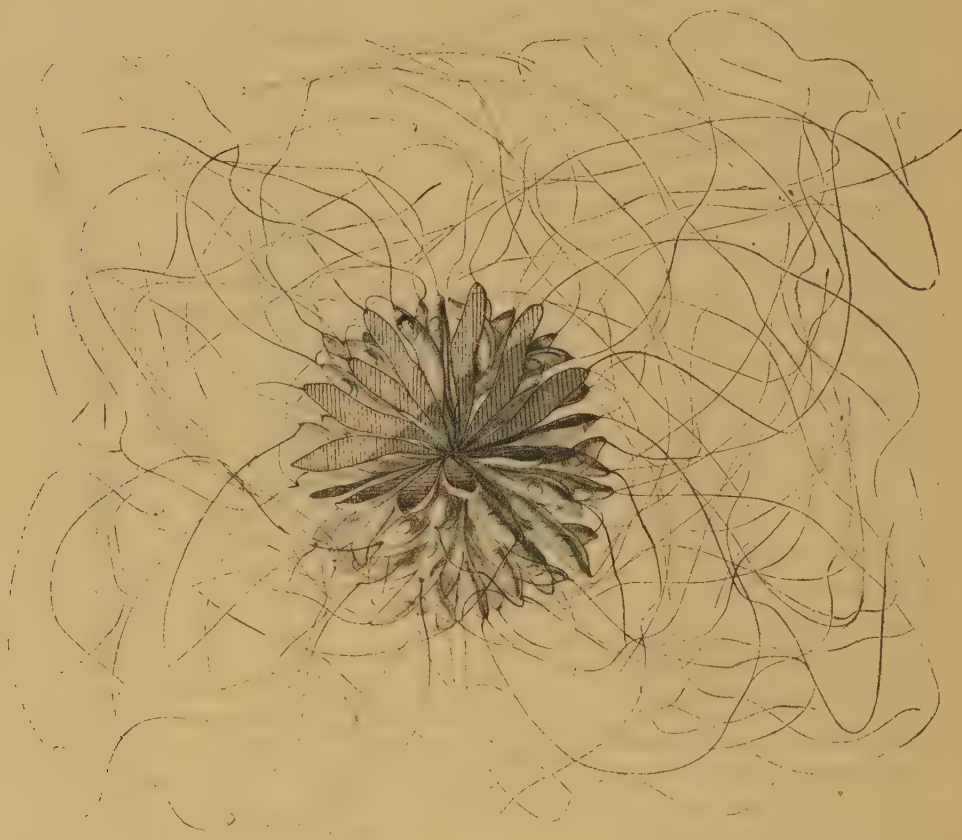


FIG. IV. Grande rosace d'agglomération. Un secteur n'a pas été représenté de façon à montrer la disposition exacte des Flagellés.

exemple, dans une goutte de liquide de Ringer dont je rappelle la formule :

Eau distillée.....	1000 gr.
Chlorure de sodium.....	6 —
Chlorure de potassium.....	0,10
Chlorure de calcium.....	0,10
Bicarbonate de sodium.....	traces

on peut observer de telles formations. Pour plus de précision, décrivons un cas particulier. Une parcelle du bol fécal d'un Gecko infesté est délayée dans une goutte de liquide de Ringer, puis recouverte d'une lamelle qu'on lute à la vaseline. L'expérience a lieu à une température moyenne de 17°. Pendant les premières heures, on n'observe aucun changement, les *Proteromonas* nagent librement ; mais au bout d'une dizaine d'heures on en voit d'agglomérés, le nombre des amas augmente progressivement pour atteindre son maximum au bout de 48 heures. Les autres observations que je pourrais relater ne différeraient de celle-ci que par les temps plus longs ou plus courts. En règle générale, plus la population sera dense, plus rapidement apparaîtront les rosaces.

c) EXPÉRIMENTATION ET INTERPRÉTATION. — LAVERAN et MESNIL, dès 1901, ont reconnu deux catégories de circonstances engendrant la formation des rosaces. Il n'est pas inutile de citer leur texte (1912, p. 277) :

« 1° L'agglutination se produit dans du sang défibriné conservé depuis un temps plus ou moins long à la glacière ; le phénomène est toujours partiel ; il persiste jusqu'à la mort et la dégénérescence des Flagellés.

« 2° Quand on fait agir sur du sang défibriné ou du sérum à trypan, le sérum d'un certain nombre d'animaux, et en particulier celui de rats ayant reçu une ou plusieurs injections de sang à trypanosomes, on constate une mise en amas rapide (quelques minutes) et souvent totale des trypan. Tantôt, les agglomérations persistent jusqu'à la mort des parasites ; tantôt, les phénomènes de cette deuxième catégorie ont encore ceci de commun qu'ils sont produits par des substances que, par analogie avec ce que l'on sait des agglutinations bactériennes ou hématiques, on a le droit d'appeler des agglutinines, étant donnée leur façon de se comporter au chauffage. »

Il est bien évident que nos observations se rapportent à la première catégorie, puisque nous ne faisons pas intervenir, en dehors de la solution saline, de sérum contenant une agglutinine spécifique ou non. Nous n'avons trouvé, dans les notes et mémoires traitant des Flagellés, aucune tentative d'explication des agglomérations produites dans ces conditions. Les travaux de PROWAZEK (1905), de LAVERAN et MESNIL, de DÜRING (1908), de MANTEUFEL (1908), de SCHERN (1911), de MATTES (1912), de SCHINDERA (1922), de STEF. LICHTENSTEIN (1922) n'en traitent pas directement, s'occupant surtout de l'action des sérums neufs ou anti sur les Trypanosomes, les *Cryptobia* et les Phytflagellés.

Mais dans les deux cas, le phénomène se présente avec le même aspect ; seule son intensité varie. Nous ne croyons pas nécessaire de séparer fondamentalement l'agglomération en rosace des Flagellés de l'agglutination des microbes. SCHINDERA, qui propose cette distinction, apporte certains arguments d'une valeur discutable. Pour lui, les Bactéries agglutinées sont immobilisées. Cela n'est pas exact. Nous savons que les cils des Bacilles restent intacts et que leurs mouvements ne sont pas abolis comme le montre bien une expérience de LASSEUR citée par J. HEITZ (1922). A notre avis, la seule différence notable réside dans la stabilité des amas de microbes agglutinés, tandis que les étoiles de Flagellés se disloquent assez facilement.

Les travaux de Ch. NICOLLE (1898), de NEUFELD (1902) et de BORDET (1899) ont démontré que l'agglutination des microbes résulte de l'union d'une substance agglutinable, sécrétée par le microorganisme, à une substance agglutinogène (agglutinine dans le cas d'un sérum). Cette union s'opère probablement par adsorption et la floconnisation des microbes ne s'effectue qu'en présence d'un électrolyte.

Nous inspirant de ces données nous avons entrepris une série d'expériences.

a) Action des sels. La nature de la solution saline ne joue pas. Opérant avec des solutions de chlorure de sodium à 6 ou 8 p. 1000 ou avec des solutions isotoniques de chlorure de potassium, de magnésium, de lithium, de bromure de sodium, d'iodure de potassium, j'enregistre les mêmes résultats. Ils sont particulièrement beaux avec l'iodure de potassium. Il arrive même que les Flagellés, encore contenus dans les pseudo-kystes, peuvent s'agglomérer (fig. v).

b) Action des acides. Toutes nos expériences ont donné des résultats concordants. L'addition, au liquide de Ringer, d'une trace d'acide acétique favorise grandement la formation des rosaces. Avec des taux variant autour du vingt millième, on arrive à agglutiner, en un temps assez court, la grande majorité des *Proteromonas* d'une préparation, sans altération visible.

c) Action des bases. Tous nos essais ont abouti à des échecs ou à des résultats douteux ; les Flagellés traités ne différaient pas sensiblement des témoins.

En somme, nos constatations présentent de grandes analogies avec celles auxquelles arrivent LAVERAN et MESNIL expérimentant sur le *Trypanosoma brucei* (1912, p. 458). Par contre SCHINDERA prétend que

l'acide chlorhydrique et la soude au millième (dose bien forte !) ou au dix millième donnent les mêmes résultats ; cette dernière observation est vraiment surprenante.

Dans toute agglutination interviennent deux substances : l'une agglomérante, l'anticorps ; l'autre agglomérable fournie par l'antigène. Nous avons cherché si la première ne pourrait pas provenir des Protéromonades elles-mêmes ; pour cela nous avons pratiqué la réaction de PORGES qui s'est toujours montrée négative. Nous avons exécuté une expérience plus simple dont les résultats ont été également négatifs. Nous faisons

éclater dans de l'eau distillée un très grand nombre de *Proteromonas*, puis nous ajoutons une petite quantité de ce liquide à une goutte de la solution de Ringer, grouillante de Flagellés (la salure n'est pas sensiblement modifiée, car nous prenons la précaution d'employer du liquide de Ringer légèrement plus concentré). Les rosaces n'y apparaissent ni plus vite ni plus nettement que dans les préparations témoins.

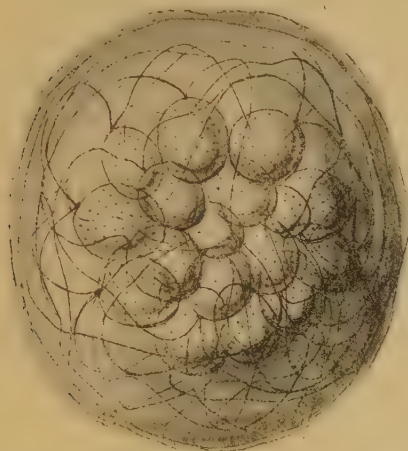


FIG. V. Rosace obtenue à l'intérieur d'un pseudo-kyste immergé dans une solution de KI à 2,1 p. 100.

L'agglomération des Protéromonades nous semble dépendre étroitement de l'ionisation du milieu ; nos expériences sur l'action

des acides parlent bien en ce sens. Dans les conditions naturelles, l'agglomération serait provoquée par un abaissement du PH ; les excréta rejetés par les microorganismes qui pullulent dans le milieu produisant l'acidification. On peut aussi supposer que certaines Bactéries sécrèteraient des substances agglutinantes non acides ; nous n'avons pas cherché à établir la valeur de cette dernière hypothèse.

On conçoit très bien qu'une variation du PH s'accompagne de la sortie de certaines substances qui seraient précisément agglutinables. A l'appui de cette manière de voir, nous invoquons les expériences de MICHAELIS (1911) qui établissent que, pour chaque espèce microbienne, on peut provoquer l'agglutination à condition de réaliser une concentration optimale en ions H qui correspondrait au point isoélectrique. Au dire de MICHAELIS

(vérifié par LASSEUR, d'après HEITZ), cet optima est si bien fixé pour une espèce donnée qu'il permet de la caractériser et de la déterminer.

PROWAZEK (1905), pour les Trypanosomes, et SCHINDERA (1922), pour les *Cryptobia heliciis* soutiennent que la substance agglutinable provient du kinétonucleus (=appareil parabasal). Le premier de ces auteurs observe que l'organite en question des Flagellés agglutinés se fragmente ; le second constate que l'appareil parabasal se développe et peut atteindre l'extrémité postérieure. Les observations de PROWAZEK n'ont pas reçu confirmation, les Trypanosomes, les *Herpetomonas*, les *Leishmania* des rosettes possèdent un kinétonucleus normal. Tant qu'au développement de l'appareil parabasal des Cryptobies, je puis être formel, il ne dépend en aucune façon de l'agglomération. Les individus de la figure LXXIII (page 561), ont été fixés immédiatement après leur sortie du réceptacle séminal dans lequel on n'observait pas de rosettes.



FIG. VI. *Proteromonas lacertae* dont l'extrémité postérieure contient un amas de sphérules réfringentes (d'après le vivant).

Les Cryptobies ou les Protéromonades agglomérées possèdent des appareils parabasaux longs ou courts, tout comme les individus libres. Je n'ai pas vu entre eux de différence appréciable. La fonction de ces organites reste encore trop mal connue pour qu'on puisse la faire intervenir dans le phénomène de l'agglomération.

J'ai observé, mais d'une façon inconstante, que les individus accolés présentaient à leur extrémité postérieure de petites sphérules verdâtres (fig. VI), leur appareil parabasal conservant par ailleurs un aspect absolument normal. Serait-ce des gouttelettes d'une substance agglutinable ou le produit d'une altération ? Je ne me prononce point.

On pourrait supposer, avec autant de vraisemblance, que sous l'action de l'agglutinogène le périplaste se ramollit et devient gluant. Cette hypothèse ne soutient pas la critique, elle n'explique pas la localisation de l'altération à l'extrémité postérieure de l'animalcule.

La richesse des cils bactériens en substance agglutinable est bien connue ; par analogie, il est permis de supposer que les flagelles en contiennent¹, mais dans le cas présent, l'union se faisant seulement par les

1. L'existence de rosaces réalisées par l'intermédiaire des flagelles (*Herpetomonas* AUOT., *Janickiella Grassii* DUB. et GRAS.) montre bien que, dans quelques cas, cette substance se localise aux fouets. La supposition précédente est alors vérifiée.

pointes, il est infiniment probable que l'appareil locomoteur n'intervient pas.

Probablement, la substance agglutinable est produite par tout le plasma, mais ne peut sortir que par la région postérieure qu'il est raisonnable de considérer, d'après les travaux récents de SWEZY et de CLEVELAND, comme la zone trophique par excellence (zone dans laquelle le cytosquelette paraît manquer).

§ B. Étude cytologique et biologique.

Parmi les Flagellés, le genre *Proteromonas* occupe une place privilégiée. Il réalise un trait d'union entre les Bodoninés et les Polymastigines. Sa structure, fort complexe par certains côtés, présente d'incontestables analogies avec celle du spermatozoïde des Métazoaires et intéresse, par cela même, la cytologie générale. WILSON (1925), dans son magistral traité, lui accorde une mention spéciale. Son cycle offre, en outre, des particularités dignes de retenir l'attention du biologiste.

On comprendra aisément l'importance que nous accordons à l'étude de ce genre. Pour la commodité et la clarté de l'exposition, nous traiterons simultanément de ses diverses espèces qui ne diffèrent, les unes des autres, que par de minimes détails de structure.

1. — HISTORIQUE

Les recherches portant sur les *Proteromonas* sont nombreuses et dues généralement à des protistologues de talent. Il serait cependant difficile de trouver des Protozoaires ayant causé plus d'erreurs d'observation ou d'interprétation.

Nous négligerons les premiers travaux qui faisaient appel à une technique trop rudimentaire pour être précis et arriverons directement à l'important mémoire de PROWAZEK (1904). L'auteur allemand dresse du *P. lacertae* un cycle compliqué, gravement entaché d'erreur ; nous le discuterons plus loin. DOBELL (1908) infirme plusieurs des assertions de PROWAZEK, mais n'évite pas de commettre diverses fautes.

CHATTON (1917) observe, dans le rectum du Gecko, la reproduction d'un *Proteromonas* s'effectuant en même temps que celle d'un *Blastocystis* et ne reconnaît pas la part qui revient à chaque Protiste. Il en résulte un certain nombre de confusions qui ne suppriment cependant pas

l'intérêt des observations. WENYON (1920) reconnaît partiellement l'erreur du savant protistologue français, mais ne se prononce pas avec netteté ; d'ailleurs les images qu'il fournit sont défectueuses et ne peuvent pas emporter la conviction, enfin son interprétation du cycle est manifestement inexacte. L'an dernier, dans une brève note préliminaire, j'ai indiqué mon opinion sur la question et j'ai montré l'indépendance totale des *Proteromonas* et des *Blastocystis*.

Il a fallu de longues années de travail avant d'élucider la structure de *Proteromonas*. Les premières descriptions manquent de précision. PROWAZEK a donné des figures exactes, mais très incomplètes. ALEXEIEFF (1911-1916) a apporté d'intéressants détails, O. SWEZY (1916 b), puis KUCZYNSKI (1917) ont précisé quelque points. KARL BELAR (1921) a fourni les meilleures images de l'individu au repos ou en division, mais nous sommes loin de partager certaines de ses opinions et nos observations ne concordent pas toujours avec les siennes.

En 1921, date de la publication du dernier mémoire traitant de *Proteromonas*, il restait donc à préciser et surtout à interpréter la structure, à débrouiller le cycle et à expliquer, en particulier, les fameux kystes de multiplication. Nous nous sommes appliqués à résoudre ces divers problèmes.

2. — LA STRUCTURE DU TROPHOZOÏTE.

Les flagelles partent du sommet de l'animal ; l'antérieur se fait remarquer par sa puissance, son diamètre diminue progressivement de la base à l'extrémité libre mais peut, dans certains cas, changer brusquement (fig. 22, pl. IX). J'ai observé ce fait sur des *Proteromonas* de Lézards vivipares dont le fouet antérieur rappelait, par son grand développement, le flagelle traînant et rubanné des *Devescovina*. Les deux organites diffèrent d'ailleurs par la forme de leur section, aplatie chez le parasite des Termites, ronde chez celui des Lézards. Le flagelle postérieur, très ténu, n'offre aucune particularité ; à sa base, il ne s'accôle jamais au corps comme l'a cru WENYON.

Les flagelles s'insèrent sur deux grains blépharoplastiques situés à l'extrémité antérieure de l'animal et faisant un peu saillie à l'extérieur (fig. 20, 21, 23, pl. IX). Ils sont de même taille et étroitement accolés l'un à l'autre ; ils constituent le diplosome de PROWAZEK. Ils ont été revus par tous les auteurs, sauf peut-être par O. SWEZY (1916) qui ne figure qu'un seul grain basal. De ces deux blépharoplastes, part un filament

chromatique ou rhizoplaste, qui se dirige directement vers le noyau au contact duquel il se termine par un corpuscule sphérique. PROWÁZEK prétend que le rhizoplaste traverse la paroi nucléaire et vient, à l'intérieur du noyau, se jeter sur un granule. Je puis affirmer, après avoir répété bien des fois cette constatation, que le rhizoplaste et le granule sont toujours extra-nucléaires ; les figures qui accompagnent ce mémoire le montrent en toute netteté. Je m'explique d'ailleurs fort bien l'erreur de PROWÁZEK. Le granule ne repose pas forcément sur le pôle supérieur du noyau ; il s'applique en un point quelconque, parfois même sur le pôle inférieur (fig. 20, 21, 23, pl. IX). On peut donc avoir l'impression, dans bien des cas qu'il est intra-nucléaire. Dans le traité de DOFLEIN (1916), deux figures originales de KUHN représentent exactement cette structure ; WENYON l'a également bien vue.

K. BELAR a observé le rhizoplaste, mais pas son granule. Voici ce qu'il en dit : « Dieser Rhizoplast reicht bis zum Kern und endigt seitlich von ihm ; ob an der Membrann oder frei im Plasma ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden ». On se rend compte qu'il n'a pu arriver à élucider ce point très délicat, il en résulte plusieurs erreurs dans son interprétation de la division. D'autre part, le même auteur estime que le rhizoplaste représente un axostyle ; nous ne partageons pas cette manière de voir. Il suffirait pour justifier notre position de dire que le rhizoplaste existe chez plusieurs Flagellés munis d'un axe squelettique bien individualisé. C'est, en particulier, le cas des *Trichomonas*, des *Hexamastix*, des *Monocercomonas*, des *Pyrsonympha* et autres ; mais lorsque nous décrirons la genèse des Flagellés dans les kystes, nous aurons du même coup la clef de ce petit problème et la preuve que toute assimilation de cette formation à un axostyle est fautive. Après les fixations osmiques, le rhizoplaste reste souvent incolore et apparaît comme une bande claire tranchant légèrement sur la teinte sombre du noyau ou du cytoplasme.

Sur le trajet du filament rhizoplastique, on rencontre, un peu en arrière des blépharoplastes, deux petits grains placés l'un contre l'autre transversalement (fig. 30, 35, 36, pl. X). ALEXEIEFF en a figuré trois ou quatre ; j'ai eu également l'impression que leur nombre est quelquefois supérieur à deux, ils forment alors un minuscule arc de cercle à concavité tournée vers l'avant (fig. 20, pl. X). En arrivant à leur contact le rhizoplaste se bifurque, et chaque corpuscule sous-blépharoplastique se rattache au blépharoplaste correspondant par un fil chromatique extraordinairement ténu (fig. 20 et 35, pl. X). Comment peut-on interpréter ces granules

sous-blépharoplastiques ? Il faut sans doute les comparer aux grains qui doublent les corpuscules basaux des cils vibratiles (cellules ciliées, etc.). Il est d'ailleurs très vraisemblable que ces grains proviennent purement et simplement d'un morcellement des blépharoplastes. Cette opinion sera fortifiée par diverses observations relatives à la formation des Flagellés dans les kystes.

Le rhizoplaste passe à travers un organite très singulier ; c'est une bague épaisse située généralement plus près du blépharoplaste que du noyau (fig. 20, 21, 42, pl. IX). Dans le trophozoïte de *Proteromonas lacertae*, on en voit souvent deux, rarement trois. Les anneaux postérieurs sont plus minces et moins larges que l'antérieur (fig. 30, 38, pl. IX). *P. longifila* en montre souvent trois, toujours très puissants, empilés les uns sur les autres à la manière de perles qu'enfilerait le filament rhizoplastique (fig. 34 et 35, pl. IX). Chez certains individus de *P. lacertae* var. *tarentolae*, on trouve, à la place de l'anneau, une sorte de cône chromatique creux et très épais (fig. 36, pl. IX) surplombant noyau et appareil parabasal. Ces bagues ont été vues par ALEXEIEFF (1911 c) qui les prit pour des bâtonnets doubles traversés par le rhizoplaste. KUCZYNSKI (1917) les décrit correctement ainsi que K. BELAR (1921). Leur fixation offre quelques difficultés. Les mélanges osmiques donnent les meilleurs résultats. Le liquide de Schaudinn les dissout ou les altère partiellement. A leur place, on trouve une zone cytoplasmique homogène, qui se colore en bleuâtre par l'hématoxyline et donne l'impression d'être formée d'archoplasme. Cet artefact a été interprété, par O. SWEZY, comme une structure réelle, servant de suspenseur à l'appareil parabasal ; le cône flagellaire, signalé par CHATTON, semble bien s'y rapporter aussi. Sur l'emplacement de l'organite complètement dissous, on peut apercevoir une vacuole (fig. 8 du mémoire de K. BELAR). Nous démontrerons la constance de ces bagues chromatiques et expliquerons leur nature ultérieurement.

Remarquons, avant de poursuivre notre exposé, l'état de duplicité de tous les organites décrits : *blépharoplastes, granules sous-blépharoplastiques, extrémité antérieure du rhizoplaste, bagues chromatiques*. Est-ce bien là une structure de Flagellé au repos ? Ne s'agirait-il pas plutôt d'un début de division ? Lorsque nous étudierons le *Proteromonas* sortant de son kyste nous verrons que tous ses organites sont simples. Leur dédoublement annonce la mitose, qui ne s'achèvera que beaucoup plus tard. Les états de prédivision peuvent durer fort longtemps et font illusion sur la structure réelle de l'être. Il ne faudrait pas les croire excep-

tionnels, nous les retrouverons chez les *Trichomonas* et autres genres.

H. KIRBY (1924) en a donné un bel exemple ; les *Pyrsonympha fimbriata*, comme les *Pyrsonympha vertens* de notre Terme lucifuge, présentent deux catégories d'individus : les uns à quatre, les autres à huit flagelles ; aucune autre différence morphologique ne les sépare. Il est hors de doute que les individus de la deuxième catégorie se trouvent en état de prédivision et y restent pendant un temps très long.

Dans les *Proteromonas*, la fissuration longitudinale de l'extrémité antérieure du rhizoplaste visible sur les préparations très limpides s'explique parfaitement avec cette interprétation. Les diagrammes ci-contre (fig. VII) montrent les différences qui existent entre l'état de repos et l'état de prédivision. Ce dernier peut remonter très haut dans le temps, ainsi la scission du blépharoplaste et du grain sous-blépharoplastique s'effectue, mais pas toujours, au cours d'une division pour ne devenir complète qu'à la suivante. La comparaison s'impose avec le cas des chromo-

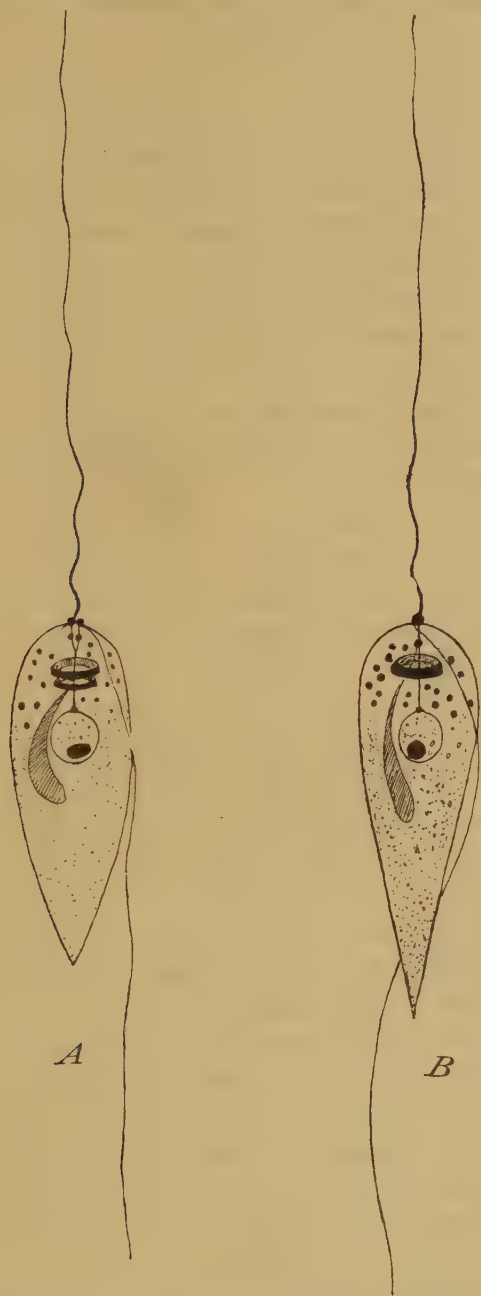


FIG. VII. Diagrammes de *Proteromonas lacertae* à l'état de prédivision (A) et de repos (B).

somes de certains Métazoaires, ceux-ci se fissent à la métaphase de la mitose qui précède celle au cours de laquelle ils se sépareront. Eux aussi sont en état de prédivision.

L'APPAREIL PARABASAL. — Dans une « Monade » prise dans le rectum d'un Lézard et non identifiée mais sans aucun doute correspondant à notre Flagellé, les frères L. et R. ZOJA (1891) ont décrit, en arrière du noyau, un amas de granules fuchsinophiles qui représente, sans contredit, l'appareil parabasal. PROWAZEK l'a également observé. Il le compara aux particules de chromatine répandues dans le corps des Bactéries et en fit un *chromidium* (masse de chromidies). Il prétendait que cette formation n'existe que dans la génération « gamétoïde ». Erreur complète, l'appareil parabasal est d'une constance absolue et se retrouve à tous les stades. DOBELL (1909 a) soutient que le chromidium de *Proteromonas lacertae* n'a pas de valeur nucléaire, il s'agirait d'un simple matériel de réserve.

En 1911, WITHMORE étudie les propriétés tinctoriales du chromidium, nous aurons l'occasion de reparler de ses observations. En 1913 a, GINESTE l'interprète comme un noyau végétatif; le véritable nucleus présidant aux fonctions de reproduction. C'est à JANICKI (1915) que revient le mérite d'avoir reconnu la nature exacte de ce corps énigmatique, il l'assimile à l'appareil parabasal des Trichonymphines. L'année suivante O. SWEZY arrive à une conclusion analogue, mais commet plusieurs erreurs sur l'origine de cet organite. KOFOID (1916) adopte les vues de O. SWEZY, il parle d'un rhizoplaste suspenseur en forme d'éventail qui partirait du blépharoplaste et pourrait dans certains cas traverser le noyau et l'appareil parabasal. Celui-ci manquerait lorsque le nucleus et le blépharoplaste contiendraient beaucoup de chromatine. Dans notre exposé, le lecteur trouvera la réfutation de toutes ces assertions.

ALEXEIEFF (1916 et 1917) émet quelques opinions sur sa signification physiologique. KUCZYNSKI (1917) et K. BELAR n'ont pas apporté de renseignements nouveaux.

Typiquement, l'appareil parabasal affecte la forme d'un boudin plus ou moins contourné ou d'une corne à pointe antérieure, situé sur le côté et en arrière du noyau (fig. 20 à 26, pl. IX). Dans les préparations colorées, on lui reconnaît des aspects très variés dont beaucoup traduisent des altérations produites par les fixateurs. L'acide acétique, en solution moyennement forte, peut le dissoudre complètement (cas d'un séjour

prolongé dans le Bouin alcoolique); en solution faible, il le gonfle au point de le transformer en une énorme vacuole. En vapeurs, il le fait contracter en un bloc massif accolé au noyau. La fragmentation de l'appareil doit être considérée comme un artefact, car sur l'animal vivant l'organite est toujours indivisé.

La comparaison de la structure des *Proteromonas*, pris dans un même hôte et traités par des fixateurs variés, démontre à l'évidence l'action perturbatrice de ceux-ci. Ainsi les figures VIII et 25, pl. IX, représentent deux *P. longifila* provenant d'une même Salamandre et soumis l'un aux vapeurs acétiques, l'autre aux vapeurs osmiques. La première image est fallacieuse, la seconde correspond à la réalité. Aucun auteur n'a tenu compte de ces faits et cette négligence a engendré bien des erreurs.



FIG. VIII. *Proteromonas longifila* soumis pendant 5 minutes à l'action des vapeurs acétiques. H. E.

Cette distinction, solidement établie, permet de reconnaître avec certitude chez le trophozoïte les formes réelles de l'appareil parabasal. Nous appellerons l'attention sur quelques aspects remarquables ; signalons, tout d'abord, certains individus, probablement sortis depuis peu du pseudo-kyste, chez lesquels l'organite apparaît comme un boyau atteignant souvent l'extrémité postérieure du corps (fig. 36, 37, et 41, pl. IX); et qu'il soit méandrique, tordu ou replié sur lui-même, sa taille reste toujours considérable. Dans d'autres formes, il porte assez fréquemment des expansions latérales (fig. 38, pl. IX) qui semblent s'écouler de la masse centrale. Les expansions peuvent se souder entre elles et réalisent alors une sorte de réseau (fig. 35, pl. IX). L'aspect moniliforme n'est pas rare, les tractus qui unissent les grains deviennent parfois si ténus qu'on les aperçoit difficilement. Aussi, est-il vraisemblable que beaucoup d'appareils figurés, par les auteurs, comme formés de blocs appartenaient en réalité au type moniliforme. J'ai observé exceptionnellement des appareils constitués par un filament pelotonné sur lui-même.

Nous réservons, pour la partie générale de ce mémoire, l'étude des propriétés microchimiques de l'appareil parabasal. Nous nous contentons d'indiquer qu'il a une composition homogène. Il ne paraît pas contenir les deux substances chromophobe et chromophile qui existent dans

le même organite des Polymastigines. Toutefois, certains de ses aspects retiennent l'attention. Tantôt, il montre sur son trajet des granules beaucoup plus chromatiques que le reste de la masse (fig. 28, pl. IX) ; tantôt, un de ses bords se colore faiblement (fig. 39, pl. IX) comme s'il était constitué de substance chromophobe ; tantôt enfin, il présente sur un fond clair un semis de grains vivement colorés (fig. 42, pl. IX). Mais la rareté de ces structures laisse supposer qu'elles traduisent soit une anomalie, soit une altération produite par les diverses opérations techniques. Je dois encore signaler que l'on rencontre, assez fréquemment, des appareils fissurés dans le sens de la longueur ; j'ignore la signification de cette fente, qui n'aboutit pas à la division et paraît n'être nullement liée à un processus reproducteur.

L'appareil parabasal des *Proteromonas* possède des connexions qui jusqu'ici ont été méconnues. Je crois pouvoir en reconnaître deux sortes : 1° insertion sur le blépharoplaste par un fil très délié dont la coloration s'obtient avec la plus grande difficulté (fig. 24, 25, 26, 27, pl. IX). J'ai mis fort longtemps à m'assurer de sa réalité, mais aujourd'hui j'en suis certain ; 2° insertion sur le grain rhizoplastique (centrosome) (fig. IX), je l'ai figurée dans ma note de 1925. A son sujet, je ferai remarquer que le parabasal arrive souvent au voisinage de ce grain sans y prendre attache. J'en étais même arrivé à douter de son existence ; une étude approfondie m'a convaincu que les deux organites peuvent entrer en contact. Des observations sur la genèse du système basilaire ont levé mes derniers scrupules.

Il est vraisemblable que dans le premier cas, le filament parabasal traverse l'anneau chromatique, mais les deux formations n'étant pas colorées à la fois dans les mêmes animaux, je ne puis répondre affirmativement. La mise en évidence des rapports exacts de l'appareil parabasal des *Proteromonas* ne manque pas d'intérêt, elle montre l'identité de cet organite avec celui des Polymastigines et rend tangible son homologie avec le kinetonucleus des *Bodo*. La comparaison avait bien été faite, mais manquait de rigueur, aujourd'hui nous touchons à la certitude. O. SWEZY (1916 b) a traité de cette question ; d'après elle, il existerait un système fibrillaire unissant parabasal et blépharoplaste. A mon avis, elle a pris pour des fibres le produit de la désintégration de la bague chromatique. Seule, la figure 26 de son mémoire paraît correspondre à la réalité ; à



FIG. IX. *Proteromonas lacertae* var. *tarentolae* ; insertion du parabasal sur le centrosome. FI. H. E.

vrai dire les vues théoriques de l'auteur (origine blépharoplastique du parabasal) ont eu un retentissement fâcheux sur ses observations.

LE NOYAU. — Le noyau que limite une membrane bien marquée est le plus souvent ovoïde ou sphérique. Il se tient dans le tiers ou le quart antérieur du corps et renferme un endosome (=caryosome) volumineux, central ou excentrique et des grains de chromatine plus ou moins abondants (fig. 20, 21, 22, 35, pl. IX). Il mesure entre 1 et $2\ \mu$ 5. Sur quelques exemplaires, il porte une calotte qui paraît être en rapport avec le granule rhizoplastique (fig. 41, pl. IX) et dont la signification nous échappe.

LE CYTOPLASME. — Sur le vivant, comme sur les préparations bien fixées, il se présente uniformément et finement granuleux et plus ou moins riche en vacuoles qui n'atteignent pas une grande taille chez les individus normaux. Le contenu de ces vacuoles est difficile à caractériser. Il ne s'agit ni de glycogène ni de paraglycogène.

Il existe chez *Proteromonas* une catégorie d'éléments qui n'ont pas encore été décrits ; dans la moitié antérieure du corps et immédiatement sous le périplaste, on voit, après la fixation aux vapeurs osmiques ou acétiques, des grains sphériques régulièrement répartis et formant parfois des lignes s'étendant loin en arrière (fig. 29, 31, 32, 33, pl. IX), dans quelques rares cas, ils sont dispersés dans tout le corps. Je les avais pris tout d'abord pour des mitochondries, mais leur grande résistance à l'acide acétique rend cette assimilation impossible, je les homologue aux « grains frontaux » que nous étudierons plus en détail chez les *Poly-mastigines*.

3. — LES COLORATIONS VITALES.

Nous avons essayé de nombreux colorants vitaux, nous ne parlerons que de ceux qui nous ont donné des résultats nets.

1° Le rouge neutre en solution très faible ($1/20.000^e$ à $1/10.000^e$) met en évidence des grains d'un rouge vif, disséminés dans tout le plasma, et de taille inégale (fig. x a et b). Dans certains individus, on aperçoit des vacuoles assez volumineuses qui fixent vivement le colorant (fig. x c), elles correspondent aux sphérules que l'on pouvait découvrir avant l'action du réactif. L'appareil parabasal ne se colore pas. Si la concentration atteint un certain degré, le Protiste s'altère et le noyau se teint en rose.

2° Le bleu de crésyl brillant donne des résultats superposables,



FIG. X. *Proteromonas longifila* colorés par le rouge neutre.

partie moyenne, mais peuvent être disséminées dans tout le plasma; leur nombre varie dans de larges proportions.

4. — LA DIVISION.

a) DESCRIPTION. — Dans l'étude de la division, nos observations et notre interprétation ne correspondent pas, dans l'ensemble, à celles de nos devanciers. Aussi, avant d'entamer une discussion ou d'esquisser des comparaisons, nous rapportons les faits tels que nous les avons vus.

mais nécessite des concentrations plus fortes; les vacuoles virent au violacé tirant sur le rougeâtre.

3° Avec le bleu de méthylène : mêmes résultats.

4° Le vert Janus, pendant longtemps, ne nous a donné que des résultats douteux. Mais avec le colorant que nous a obligeamment donné le professeur LAGUESSE, nous avons réussi à colorer chez *P. longifila* de petits grains comparables par leur taille à ceux mis en évidence par le rouge neutre, mais d'ordinaire moins nombreux (fig. XI). Nous interprétons ces granules comme représentant les mitochondries authentiques de l'animal, elles se localisent le plus souvent dans la

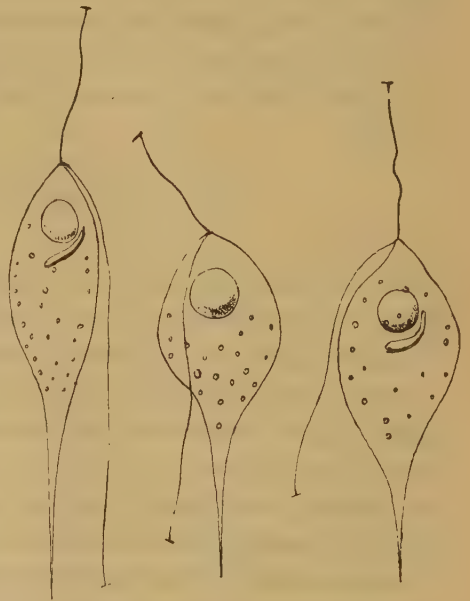


FIG. XI. *Proteromonas longifila* colorés par le vert Janus.

Ici, le chercheur se heurte à la grosse difficulté de colorer simultanément tous les organites de l'animal. Quel que soit le soin qu'il apporte à la confection des préparations, il arrive rarement à ce résultat.

La division des *Proteromonas*, en dehors de son intérêt intrinsèque, fournit de précieuses données sur la signification des divers organites constitutifs du Protiste. Nous sommes en mesure d'affirmer que toutes les parties se dédoublent, qu'aucune d'entre elles ne résulte d'une néoformation, à l'exception de l'appareil flagellaire.

1^o Prophase : les prémices du phénomène se manifestent par la poussée des nouveaux flagelles (fig. 44, pl. IX), suivie de très près par la scission de chaque blépharoplaste. A ce stade, *P. lacertae* s'est déjà arrondi tandis que *P. longifila* conserve sa forme habituelle. Puis, les grains basaux s'éloignent les uns des autres et tirent sur le rhizoplaste auquel ils sont attachés. Ils provoquent ainsi la fissuration de l'extrémité antérieure du filament. Mais en même temps, le granule rhizoplastique dont le rôle a été méconnu par tous les auteurs se divise en deux (fig. 45, pl. IX). Une double traction s'exerce donc à chaque bout du rhizoplaste, elle aboutit rapidement à sa fissuration longitudinale et totale. La figure 46, pl. IX, représente un stade capital pour l'interprétation de la division; contre le noyau, on aperçoit les deux granules rhizoplastiques qui vont désormais se comporter comme de véritables centrosomes, tandis que les deux rhizoplastes se montrent avec netteté. Tant qu'aux granules sous-blépharoplastiques, ils doivent disparaître; je ne les ai jamais vus au cours de la division. La bague chromatique s'allonge et devient une ellipse régulière, ses pôles gonflés en imposent tout d'abord pour des granules, mais si le *Proteromonas* se montre par le sommet, on se rend bien compte de la continuité de l'anneau. Tout comme K. BELAR, nous n'observons pendant les phénomènes de reproduction qu'une seule bague. Que sont devenues les autres? Question que nous laissons sans réponse.

Les blépharoplastes s'éloignent de plus en plus, entraînant dans leur mouvement rhizoplastes et granules. Entre eux, se forme une dépression, beaucoup plus accusée chez *P. longifila* que chez *P. lacertae*; néanmoins ils restent unis par une desmose difficile à colorer (fig. 48 et 49, pl. IX) dont l'existence me paraît très transitoire. Elle doit être rompue par la dépression qui va s'approfondissant. Peut-être existe-t-il une autre desmose entre les deux grains rhizoplastiques; souvent, j'ai cru voir un filament se détachant de l'un d'eux, il aurait la valeur d'une

centrodesmose. Je me demande si la calotte ou ligne paranucléaire signalée chez certains trophozoïtes n'en représenterait pas un fragment hypertrophié. Mais l'extrême ténuité de ces objets qui mesurent des fractions de μ rend l'observation infiniment délicate.

La bague chromatique, considérablement étirée, se coupe au niveau de son petit axe et les demi-ellipses en se fermant donnent deux anneaux complets. Tout l'appareil basilaire de chaque individu fils se trouve reconstitué.

Pendant que se déroulent ces phénomènes, qu'advient-il du noyau ? Peu après la séparation des blépharoplastes, le caryosome se résout en particules qui ne diffèrent en rien de celles qui flottaient déjà dans la caryolympe (fig. 45 et 46, pl. IX). Puis, les granules chromatiques s'ordonnent en un spirème plus ou moins net (fig. 47, pl. IX). Le déplacement des systèmes basilaires et la progression de la scissure antérieure ont pour effet de placer tout à fait en avant le noyau qui, en réalité, n'a pas bougé.

L'appareil parabasal change d'orientation ; de longitudinal il devient transversal. Les tractions exercées sur toute la masse plasmatique par les systèmes basilaires provoquent, semble-t-il, son élongation. Il forme alors une demi-lune dont la concavité contient le noyau et dont les deux cornes se tournent vers les centres. Je n'ai jamais pu suivre, au cours de la division, le sort du filament qui rattache l'appareil au blépharoplaste.

2° Métaphase : le spirème se coupe en fragments que je considère comme de véritables chromosomes. Leur tassement empêche de les dénombrer avec précision (fig. 51, pl. IX).

Ils se rassemblent approximativement dans le plan équatorial du noyau (fig. 52, pl. IX). Les grains rhizoplastiques appliqués, ou presque, contre la membrane nucléaire apparaissent comme les deux centres de la figure mitotique. Ils jouent bien le rôle de centrosomes et sont certainement extranucléaires. Il existe, dans le noyau, un fuseau achromatique fibreux, difficile à distinguer de la caryolympe. Néanmoins, sur quelques images, on arrive à le reconnaître sans trop d'hésitation (fig. 52, pl. IX). L'appareil parabasal conserve à peu près la disposition et la forme qu'il affectait à la prophase.

3° Anaphase : la double traction exercée par les centrosomes sépare les chromosomes en deux groupes (fig. 53, pl. IX) qui restent unis par une formation fusoriale. Les cônes achromatiques deviennent plus nets ;

on y découvre nettement quelques fibrilles. Les blépharoplastes poursuivent leur rotation qui peut atteindre 90° pour chacun d'eux, mais ils s'arrêtent souvent après avoir décrit un arc de 50 à 60° . L'anaphase, stade fugace, peut être considérée comme achevée.

4^o Télaphase : Les amas de chromosomes accompagnent les centres dans leur déplacement et sont alors très éloignés l'un de l'autre ; le reste fusorial persiste entre eux (fig. 54, pl. IX, et fig. XII). Le corps du *Proteromonas*, à ce stade, est très large, son extrémité postérieure se réduit à une petite queue, qui manque chez *P. lacertae*. Si les blépharoplastes ont tourné de 90° , ils se trouvent sur la ligne des pôles. L'appareil parabasal s'allonge beaucoup et présente souvent une torsion sur lui-même (fig. 54,



FIG. XII. *Proteromonas longifila*. Montrant le corps fusorial reliant les deux noyaux fils. Fl. H. E.

pl. IX), mais on ne constate aucune modification de sa structure. La reconstitution nucléaire s'effectue, très simplement, par différenciation d'une membrane autour de chaque noyau fils, tandis que parmi les chromosomes les uns se divisent en granules très fins et les autres s'agglomèrent pour former le caryosome (fig. 55, 56, 57, pl. IX). Le reste fusorial persiste encore quelque temps, puis s'effacera sans laisser de trace. Le parabasal s'étend maintenant d'un noyau à l'autre, il pousse en avant des prolongements comme pour prendre insertion sur les blépharoplastes (fig. 56, 58, pl. IX). Sa substance plus visqueuse, plus résistante que le reste du plasma se coupe difficilement, aussi parfois la scissure qui divise le Flagellé ne l'entame pas (fig. 57, pl. IX) et sa région moyenne se trouve mise à nu. Dans les kystes de multiplication, nous décrirons des faits analogues.

La télaphase dure longtemps, aussi est-ce le stade le plus commun

dans les préparations. La séparation des individus fils s'opère un peu différemment chez *P. longifila* et *P. lacertae*. Dans la première espèce où les blépharoplastes tournent rarement de 90°, la plasmotomie se fait surtout par fissuration, les aspects tels que celui de la figure 56, planche IX, sont caractéristiques. La scissure s'approfondissant et s'élargissant sépare les deux *Proteromonas* et coupe l'appareil parabasal. Dans la deuxième espèce, les blépharoplastes occupent les pôles de l'animal en division (fig. 58, pl. IX). Par suite de l'étirement progressif du plasma et de l'appareil parabasal, l'union des deux Flagellés se fait seulement par les pointes postérieures (fig. 59, pl. IX). Une brusque secousse brisera ce frêle pont cytoplasmique.

Les individus sortant de division (fig. 60, pl. IX) mesurent en moyenne de 7 à 8 μ de long, leur noyau est légèrement déjeté sur le côté et leur appareil parabasal placé à peu près sur l'axe longitudinal atteint l'extrémité postérieure où il se termine en pointe fine. Par la suite, les divers organites prennent la place qu'on leur connaît chez le trophozoïte adulte, le parabasal se raccourcit et affecte un des aspects que nous avons précédemment décrits.

b) INTERPRÉTATION ET DISCUSSION DES FAITS. — SIGNIFICATION DES STRUCTURES. — PROWAZEK a le premier décrit, d'une façon très imprécise d'ailleurs, la division de *Proteromonas lacertae*; des trois figures qui illustrent son texte, l'une (fig. 63) ne manque pas d'intérêt. Comme certaines des nôtres, elle montre les rhizoplastes et les centrosomes dédoublés; ces derniers étaient pour PROWAZEK les grains sous-blépharoplastiques émigrés dans la profondeur. ALEXEIEFF et O. SWEZY ont simplement figuré quelques stades. KUCZYNSKI a fourni diverses précisions, et enfin, K. BELAR a publié une étude consciencieuse du processus qu'il a pu suivre sur le vivant. Il a bien vu l'étirement en ovale de la bague chromatique et les modifications nucléaires, par contre il a méconnu les grains rhizoplastiques et leur rôle directeur dans la caryocinèse. D'après lui, le rhizoplaste disparaît et un granule intranucléaire, après scission binaire, donnerait le fuseau achromatique qui resterait à l'intérieur du noyau.

Nous affirmons qu'il n'en est rien : le rhizoplaste persiste et se reproduit par fissuration longitudinale, le granule rhizoplastique toujours extranucléaire correspond au véritable centrosome. La confusion pouvait se produire facilement sur un matériel aussi peu favorable que *P. lacer-*

tae dans lequel toutes les parties chromatiques se tassent dans la région antérieure. Chez *P. longifila*, l'analyse est facilitée par le fait que les organites restent distants les uns des autres, les rhizoplastes beaucoup plus longs apparaissent nettement. D'autre part, les grains rhizoplastiques s'appliquant contre le noyau gonflé, dont la membrane très fine se laisse à peine deviner, on comprend que l'on puisse les croire intranucléaires.

La division telle que la décrivait K. BELAR devait être comparée à celle de *Collodictyon triciliatum* ou de *Centropyxis aculeata* chez lesquels le caryosome donne un fuseau tout entier contenu dans le noyau. Mais en réalité, il faut la rapprocher de la mésomitose des *Trichomonas* ou des *Chilomastix*. Le centrobépharoplaste des premiers se scinde en deux grains. L'un reste en rapport avec les flagelles, l'autre se transforme en centrosome. Chez les seconds, surtout sous la forme enkystée, on retrouve



FIG. XIII. Kyste de *Chilomastix Mesnili* dans lequel centrosomes et rhizoplastes sont doubles. D'après KOFOID et SWEZY.

un blépharoplaste uni au centrosome par un rhizoplaste. KOFOID et SWEZY dans un mémoire d'une grande précision ont montré la division de tous ces organites. On remarquera l'analogie entre l'état des systèmes basilaires représentés par les figures 46 (planche IX) et XIII (celle-ci extraite de la publication des protistologues américains). Notons, encore, que la mésomitose des *Proteromonas* diffère profondément de la simple promitose des *Bodo*, au cours de laquelle le caryosome persiste.

L'analyse de la division nous renseigne sur la signification des éléments cellulaires. Nous savons maintenant que le grain rhizoplastique a valeur de centrosome et que le blépharoplaste ou diplosome reste toujours en connexion avec lui. Tant qu'aux grains sous-blépharoplastiques, nous n'avons rien de nouveau à dire à leur sujet. Nous nommerons et avons déjà nommé système basilaire l'ensemble blépharoplaste, grains sous-blépharoplastiques, rhizoplaste et centrosome. En effet, dès maintenant, nous admettons que ces éléments représentent les parties d'un tout, qui se dissocie chez le trophozoïte. Cette hypothèse recevra confirmation par l'étude d'un autre stade évolutif des *Proteromonas*.

Que signifie la bague chromatique péri-rhizoplastique ? Elle ne joue pas un rôle actif dans la division mais n'est point indépendante de ce processus, comme le croyait KUCZYNSKI, car elle se laisse étirer passi-

vement, ainsi que l'a remarqué K. BELAR. En aucune façon, elle ne peut être interprétée comme un centre dynamique, comme un centrosome.

KUCZINSKY l'a homologuée, à tort, au kinétonucleus des *Trypanosomes* qui ne fait qu'un avec l'appareil parabasal. Or, chez les *Proteromonas*, l'appareil parabasal, bien caractérisé, ne peut se confondre avec la bague ; il s'agit incontestablement d'organites distincts.

CHATTON et WEILL (1924) ont découvert chez *Polykrikos Schwartzi* un anneau périrhizoplastique ressemblant beaucoup à celui des *Protéromonades* ; ils font remarquer la similitude de cette formation et de l'anneau centrosomien des spermies de divers Métazoaires (fig. XIV) (Mammifères, Batraciens, Mollusques, etc.). Nous reconnaissons, en effet, à ces deux organites la même situation (le rhizoplaste appartient bien au système flagellaire) et la même forme. Par contre, ils diffèrent par leur origine et leur destinée.

L'existence du centriole annulaire serait transitoire,

il ne se retrouve généralement pas dans le spermatozoïde adulte, exception faite pour les gamètes de l'*Opossum*. Peut-être persiste-t-il en perdant tout simplement ses affinités tinctoriales. La bague chromatique des *Proteromonas* est permanente ; nous l'avons vue à tous les stades de l'évolution. Elle ne paraît pas dériver du centriole. Nous la

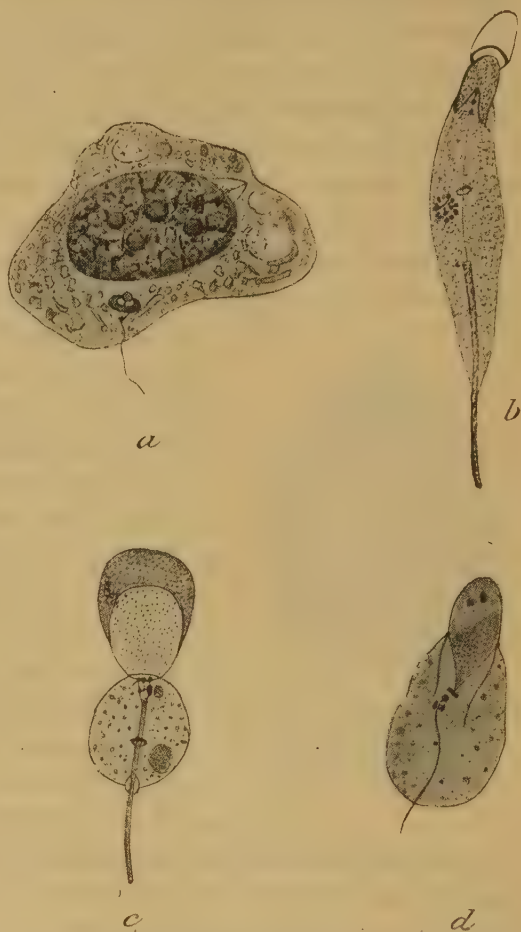


FIG. XIV. Spermatides de Métazoaires. *a*, de Salamandre, d'après CHAMPY ; *b*, de l'*Opossum*, d'après KORFF ; *c*, de Cobaye d'après MEVES ; *d*, de l'Homme, d'après BRANCA.

considérons comme un organite spécial que nous nommons *paracentrosome* en raison de ses rapports et de ses ressemblances. Ajoutons qu'elle a aussi le pouvoir de se reproduire par clivage longitudinal. Le centriole annulaire des éléments sexuels mâles ne possède pas cette propriété. ALEXEIEFF (1924 a) homologue l'anneau des spermatides aux bagues périaxostylaires des *Trichomonas*. Cette opinion me semble très audacieuse. Les anneaux périaxostylaires restent toujours indépendants du système basilaire et, pour ma part, je me refuse à les rapprocher du paracentrosome des *Proteromonas*. Chez *Tetramastix bufonis* nous décrivons, en rapport avec le blépharoplaste, un organite qui correspond peut-être à la bague chromatique.

Nous ne possédons pas de données propres à nous instruire sur la fonction du paracentrosome ; mieux vaut ne pas formuler d'hypothèse.

Les divers mémoires qui traitent de la spermiogénèse restent muets sur le rôle du centriole annulaire. D'après CHAMPY (1913), il semble qu'il joue un rôle attractif sur les mitochondries et qu'il détermine, en s'étirant plus ou moins, la longueur de la zone où il y aura des mitochondries, autrement dit de la pièce intermédiaire. Il n'y a là aucune indication pouvant se rapporter à notre paracentrosome.

5. — LES PSEUDO-KYSTES DE MULTIPLICATION.

Nous désignons sous le terme de pseudo-kystes de multiplication des formations extrêmement curieuses qui ont été signalées par PROWAZEK (1904), ALEXEIEFF (1911 a), CHATTON (1917) (qui les nomme mastigontes), WENYON (1920) et nous-même (1925 a) et qui ont donné lieu à des confusions graves. Jusqu'ici elles n'ont été ni bien vues ni correctement interprétées.

Pour conserver à notre texte la clarté désirable et pour éviter les redites, nous exposerons en premier lieu, nos recherches personnelles et les comparerons ensuite à celles de nos devanciers.

a) LA FORMATION DES PSEUDO-KYSTES. — Dans le rectum de certains Lézards (*Lacerta*, *Tarentola*, *Acanthodactylus*) ou Salamandres, on observe des *Proteromonas* plus ou moins arrondis. Ils nagent moins vivement que les individus allongés et dans leur tiers postérieur on aperçoit fréquemment une ou plusieurs vacuoles peu réfringentes (fig. 61, pl. X). Puis ils s'arrêtent et perdent leurs flagelles, dont je ne sais si la dispa-

rition s'effectue par chute brusque ou par résorption progressive (fig. 62, pl. X). Ils sécrètent autour d'eux une épaisse membrane gélatineuse sur laquelle s'engluent des débris et des Bactéries. Elle est très élastique et se déforme au moindre choc. Elle ne peut se comparer à une enveloppe kystique banale, toujours résistante et indéformable (fig. 64, pl. X).

Sur le vivant, le kyste dont la taille varie entre 6 et 8 μ se présente sous l'aspect d'une sphère ou d'un ovoïde irrégulier. Il affecte souvent une forme lenticulaire. Il montre une auréole périphérique très réfringente qui correspond à la membrane gélatineuse ; puis vient le cytoplasme finement granuleux, homogène et légèrement verdâtre. Il contient presque toujours une ou plusieurs petites vacuoles hautement réfringentes. Le noyau, à position très excentrique, se montre sous l'aspect d'une vésicule teintée en rose. L'appareil parabasal se reconnaît aisément et apparaît comme un cordon hyalin dans le plasma verdâtre.

Généralement, la formation de ces corps sphériques s'opère par crises. La quasi-totalité des *Proteromonas* d'un même hôte s'arrondissent et perdent leurs flagelles au même moment. Le phénomène s'observe rarement, je ne l'ai pas vu plus de cinq ou six fois. Il faut bien se garder de le confondre avec les altérations que subissent si souvent les *Proteromonas* mis dans de la solution physiologique entre lame et lamelle. On a toujours un excellent criterium à sa disposition ; les exemplaires dont l'arrondissement est pathologique conservent leurs flagelles et ne sécrètent pas de gangue muqueuse.

Sur les préparations colorées, on suit avec plus de précision le processus de l'enkystement ; après la chute des flagelles, le système basilaire subit une régression partielle. Peu à peu le blépharoplaste (diplosome), les grains sous-blépharoplastiques et le rhizoplaste s'effacent et finissent par disparaître. Le centrosome persiste mais devient très difficile à colorer. Le paracentrosome ne montre aucun changement. Il occupe toujours la même position entre le noyau et la paroi ; toutefois il se rapproche davantage de la périphérie. On le trouve fréquemment appliqué contre la membrane (fig. 63, pl. X). Le nucleus a la structure que nous lui connaissons, au repos, dans le trophozoïte : caryosome excentrique et suc nucléaire pauvre en chromatine. Parfois il porte la calotte chromatique vue chez quelques individus flagellés (fig. 65, pl. X). Le parabasal manifeste, dès le début de l'enkystement, une tendance à

s'allonger tout en conservant le même calibre ; à ce stade, je n'arrive pas à préciser ses connexions. Il est bien possible, après tout, qu'il soit libre dans la cellule. Il s'enroule sur lui-même, décrit des courbes capricieuses compliquées de nodosités, mais ne s'éloigne guère du noyau qu'il ceinture souvent étroitement (fig. 64, 65, 66, pl. X). On retrouve, mais très rarement, les grains frontaux décrits dans le trophozoïte. Je n'affirmerai cependant point leur permanence (fig. 64, pl. X).

Le cytoplasme, nettement plus dense à la périphérie qu'au centre, affecte une structure à peu près homogène, qui tend à devenir alvéolaire au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'extérieur. La vacuole, déjà signalée chez les individus flagellifères, a pris l'apparence d'une enclave légèrement jaunâtre, souvent accompagnée de deux ou trois petites vacuoles satellites.

b) ACCROISSEMENT CYTOPLASMIQUE ET MULTIPLICATION NUCLÉAIRE.

— Le *Proteromonas* sous sa gangue muqueuse entre dans une phase de grande activité trophique. Il grossit considérablement et son cytoplasme dans presque toute sa masse, l'extrême périphérie exceptée, se creuse d'alvéoles délimités par des trabécules irréguliers. Les vacuoles, qui sont plutôt des enclaves semi-fluides, prennent un grand développement (fig. 67, 68, 69, pl. X). Elles se multiplient et restent dispersées dans le plasma ou confluent en une vacuole qui occupera la portion centrale du corps cellulaire (fig. 73, pl. X). Je pense qu'elles sont constituées par un composé protéique. Elles ne se colorent ni par le Lugol, ni par le carmin de Best, ni par l'hématoxyline. Elles serviraient de substance de réserve au moment de la formation des Flagellés.

La nutrition de ces pseudo-kystes ou mastigontes s'effectue par osmose ; comme ils sont presque toujours englués dans le mucus des parois du rectum, il faut en conclure que certains éléments de ce mucus et aussi de la partie liquide du bol fécal sont susceptibles de passer à travers la gelée d'enveloppe. Je ne me suis pas appliqué à résoudre cet intéressant problème de physiologie. Il dépassait ma compétence.

Le noyau ne présente aucune modification, pas plus d'ailleurs que l'appareil parabasal. L'augmentation de la masse cytoplasmique entraîne une modification de la valeur du rapport nucléo-plasmatique ; l'équilibre du système se trouve donc troublé. Mais, en réalité, beaucoup moins que ne le laisserait croire la simple comparaison des chiffres : en effet, l'augmentation de masse porte plus sur les enclaves que sur le cytoplasme. Il faut donc retrancher de la masse

plasmatique totale toutes les substances inertes, il en résulte que le déséquilibre n'a pas l'amplitude que l'on aurait pu lui attribuer en ne faisant pas la distinction précédente. Il paraît cependant suffisant pour déclencher la division nucléaire.

La rareté des kystes contenant des noyaux en division est tout à fait remarquable, elle doit avoir pour cause la rapidité de la caryotomie. Nous sommes cependant arrivés à réunir un certain nombre d'images qui nous permettent de donner les traits essentiels du processus. Le nucleus s'étire, tandis que le centriole se divise. On ne voit ni fuseau, ni plaque équatoriale. La chromatine se tasse en un bloc qui, en prenant la forme d'un haltère, se répartit également dans les deux noyaux-fils, qu'une constriction dans le plan médian achèvera de séparer (fig. 70, 71 et 75, pl. X). Cette division s'apparente à l'amitose typique. Le paracentrosome s'allonge en ellipse régulière, puis se coupe transversalement en deux moitiés dont les extrémités, en se soudant, assurent la reconstitution de deux anneaux fermés. Je n'ai pas vu le dédoublement longitudinal de la bague tel qu'on l'observe dans le trophozoïte.

Les deux nouveaux noyaux s'éloignent l'un de l'autre et se placent aux extrémités d'un diamètre. L'appareil parabasal participe à ce mouvement et s'allonge en un boudin contourné et variqueux dont les extrémités se replient en crochet ou en hameçon de façon à enserrer les noyaux. Cette elongation m'a souvent donné l'impression d'être orientée ; les centrioles ne joueraient-ils pas un rôle directeur ?

Le pseudo-kyste a alors une apparence caractéristique ; les nuclei situés aux pôles opposés paraissent unis par le cordon parabasal vivement coloré par l'hématoxyline. Les paracentrosomes bien circulaires s'appliquent contre la membrane. Là où les vacuoles occupent la région centrale de la cellule (fig. 72, 73 et 74, pl. X).

Les deux complexes nucléaires entrent à nouveau en division, mais pas toujours simultanément, l'un d'eux marquant une avance sur l'autre. Le phénomène suit la même marche que précédemment.

L'elongation de l'appareil parabasal mérite d'être spécialement décrite, elle s'effectue bien au cours de la migration des noyaux-fils, mais suivant deux modes principaux. Pour les comprendre, il est nécessaire de connaître les formes qu'affecte l'appareil parabasal au contact du noyau-mère. Il se termine soit en un crochet simple (fig. xv a), soit en une double griffe dont la formation s'explique facilement par la poussée, à la base du

crochet, d'un prolongement qui épouse à son tour la courbure du noyau (fig. xv *c* et *d*). Dans le premier cas, c'est la partie recourbée du crochet qui s'allonge ; lorsque la migration des nuclei est achevée, le boudin parabasal dessine grossièrement la lettre M (fig. xv *b* et fig. 76, pl. X), deux des noyaux se trouvent sur le trajet du boudin, tandis que les deux autres sont placés à ses extrémités. Dans le deuxième cas, les branches de

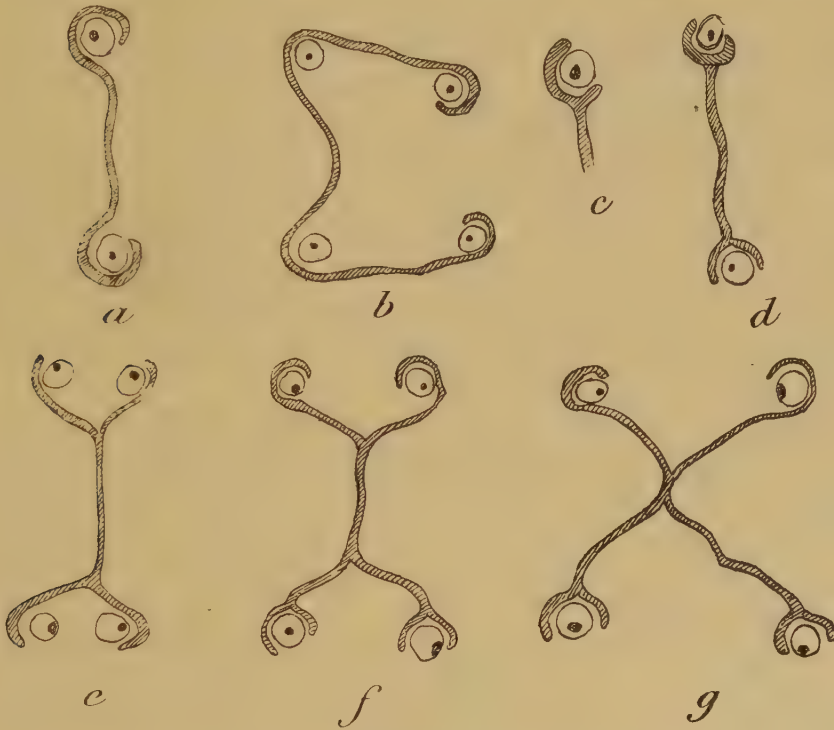


FIG. xv. Schéma des divers aspects de l'appareil parabasal dans les pseudo-kystes.

la double griffe s'étirent également ; il en résulte une curieuse disposition en forme d'*X* (fig. xv *e* et *f* et fig. 78, pl. X) dont la barre verticale correspond à la portion qui allait d'un noyau à l'autre. Si cette barre est très courte l'*X* devient une croix de Saint-André (fig. xv *g* et fig. 77, pl. X) portant un noyau à l'extrémité de chacune de ses branches. Dans un même kyste, le crochet et la double griffe pouvant coexister, on a alors, à la fois, les deux modes d'élongation. En outre, la division des deux complexes nucléaires se fait presque toujours dans deux plans perpendiculaires. L'appareil parabasal très ductile se tord sur lui-même, de telle sorte que

ses moitiés s'orientent suivant deux directions perpendiculaires. Les quatre noyaux fils émigrent à la périphérie et l'on a les aspects représentés par les fig. 76, 77, 78, pl. X.

Le kyste continue à s'accroître, il atteint de grandes dimensions dépassant quelquefois $75\ \mu$ de diamètre. C'est alors que se produit la troisième division, en tout point semblable à la précédente. Les huit noyaux restent périphériques (fig. 79, pl. X). Au contact des noyaux situés sur son trajet, l'appareil parabasal décrit une boucle serrée (fig. 80, pl. X) ; lorsque commence la migration des nuclei fils les branches de la boucle ne se déforment pas, la partie moyenne subira, seule, l'étirement. On peut voir le début du phénomène au centre de la fig. 79, pl. X.

Les stades à 16 et 32 noyaux ne sont pas rares ; par contre, les stades à 64 ne se rencontrent pas fréquemment. Je n'ai pas vu de kystes de 128, mais je ne nie point pour cela la possibilité de leur existence. A partir du stade 8, la synchronie des divisions nucléaires s'atténue dans de larges proportions, aussi compte-t-on souvent dans les kystes 13, 14, 25, 30 noyaux. Le Gecko m'a fourni le plus beau matériel et j'y ai étudié des kystes dépassant $100\ \mu$ de diamètre.

A partir du stade à 8 noyaux, des anastomoses s'établissent entre les diverses branches de l'appareil parabasal qui tend à former un réseau fermé sur lui-même. Quel que soit le nombre des éléments nucléaires, ceux-ci se portent toujours à la périphérie dans la zone à cytoplasme dense et homogène ; la région centrale reste occupée par le plasma alvéolaire et les inclusions.

Les kystes forment des amas parfois très volumineux dans le mucus de la partie antérieure du rectum. Ils adhèrent assez fortement à la paroi intestinale qu'on peut même laver sans les décoller. J'ai débité en coupes plusieurs rectums pour savoir s'il n'y avait pas quelque stade intracellulaire ; toutes mes recherches ont abouti à des résultats négatifs, les *Proteromonas* vivent, semble-t-il, toujours à l'extérieur des cellules.

c) LA FORMATION DES KYSTES SECONDAIRES. — Il n'est pas rare de trouver sous la même enveloppe deux ou trois kystes contenant chacun un nombre variable de noyaux (fig. 81 et 82, pl. X). Ils proviennent d'un même élément plurinucléé qui a subi une ou plusieurs plasmotomies. Comme cette division plasmatique se retrouve avec les mêmes caractères lors de la formation des Flagellés nous renvoyons le lecteur au paragraphe suivant où il la trouvera minutieusement décrite à propos des pseudo-kystes binucléés. Il nous suffira d'insister ici sur son

indépendance totale vis-à-vis des centrioles et des paracentrosomes. Les pseudo-kystes secondaires s'isolent par sécrétion de mucus qui forme entre eux, des cloisons (fig. 82, pl. X). Au bout de peu de temps, ils s'arrondissent, deviennent en tout point semblables à l'individu qui les a engendrés et peuvent à leur tour se subdiviser. Par ce processus fort simple, le nombre des parasites s'accroît dans des proportions considérables.

d) LA SEGMENTATION. — On peut examiner le contenu rectal de certaines de Lézards et de Salamandres sans y voir d'autres stades que ceux qui viennent d'être décrits, mais l'étude systématique, surtout chez le Gecko, nous a permis d'assister à un phénomène du plus haut intérêt.

Sous des conditions que nous essayerons de déterminer, les pseudo-kystes, quel que soit le nombre de leurs noyaux, vont se segmenter et donner des individus flagellés qui nageront librement dans le rectum.

Examinons, en premier lieu, le cas le plus simple, celui du pseudo-kyste binucléé. On voit apparaître, dans un plan médian perpendiculaire au cordon parabasal, une fente étroite, à bords très nets, qui s'enfonce dans le plasma à la manière d'un fil tendu coupant une motte de beurre (fig. 4, pl. VIII, et fig. 84, pl. X). La fissure part de l'extérieur et se limite tout d'abord à un petit arc ; puis progressant assez vite, elle arrive au contact de l'appareil parabasal dont la substance visqueuse lui oppose une assez vive résistance, au point que souvent les deux moitiés de la cellule sont bien séparées, mais restent encore unies par le cordon parabasal (fig. 85, pl. X). Dès qu'il est tranché, il se rétracte ce qui dénote, de sa part, un certain degré de tonicité (fig. 86, pl. X). Cette plasmotomie ne s'opère donc ni par étirement, ni par constriction circulaire, mais par clivage. Il est important de noter que la direction du plan de clivage est parfaitement déterminée et constante. Elle ne dépend ni des centrioles ni d'un fuseau mitotique, mais est liée à la position de l'appareil parabasal et des noyaux.

On peut supposer qu'il existe, dans le pseudo-kyste à ce stade, une répartition symétrique des diverses substances plastiques constitutives. Le plan de clivage, comme dans la segmentation de l'œuf, se borne à isoler des éléments déjà organisés en systèmes indépendants.

Lorsque les deux moitiés du *Proteromonas* sont entièrement séparées, elles prennent un aspect réniforme ou ovoïde (fig. 5, pl. VIII, et fig. 87, pl. X), complètent leur appareil basilaire et acquièrent leurs flagelles (fig. 6, pl. VIII, et fig. 88, pl. X).

La sortie des Flagellés se fait en un point quelconque du kyste (fig. 7, 8 et 88, pl. VIII et X), la gangue gélatineuse se laisse même traverser par le flagelle antérieur. Par son extrémité antérieure, le Flagellé réussit à perforer la paroi de sa prison. Son corps se resserre au point de sortie fort étroit et fait montre d'une grande élasticité. La meilleure preuve qu'il n'y a aucun dispositif de déhiscence préformé, c'est que les divers individus flagellés d'un même pseudo-kyste ne sortent pas par le même passage et se libèrent en des points différents (fig. 7, 8 et 12, pl. VIII). Le Flagellé qui vient de sortir nage immédiatement et va en ligne droite d'une allure très sûre. Il est presque toujours du type aciculé. Comme il est aplati, on peut le comparer à la lame d'une lancette.



FIG. XVI. Pseudo-kyste de *P. lacertae* var. *taren tolae*, à un noyau, donnant un Flagellé (d'après le vivant).

La durée du phénomène varie beaucoup. De nombreux facteurs entrent, sans doute, en jeu : température, nature et concentration du milieu, etc. Dans une solution normale de liquide de Ringer et à une température de 17°, la fente apparaît par exemple à 16 h. 45, à 16 h. 50 la scission est sur le point d'être complète, à 17 h. 10 les deux hémisphères sont devenus des ovoïdes, à 17 h. 40 la poussée des flagelles est terminée (fig. 4, 5 et 6, pl. VIII).

Peut-il y avoir formation d'un Flagellé dans un pseudo-kyste à un noyau ? Pendant longtemps, j'ai cru que non ; mais deux observations faites dans de très bonnes conditions m'autorisent à changer d'opinion. La figure XVI représente un pseudo-kyste de 6 μ dans lequel se tient un individu solitaire sur le point de sortir.

Lorsque le pseudo-kyste possède un plus grand nombre de noyaux, le phénomène se complique. Si l'élément est quadrinucléé on ne compte que quatre fentes de clivages situées approximativement dans deux plans perpendiculaires ; elles partent de la périphérie et se dirigent vers le centre. Elles coupent la sphère en quartiers égaux et uninucléés. La régularité de la figure de segmentation dépend, avant tout, de la position des noyaux ; s'ils sont placés aux extrémités de deux diamètres orthogonaux, les fentes s'entre-croisent bien à angle droit et réalisent un découpage net (fig. 89, pl. XI). Elles ne se forment pas toujours en même temps et les pseudo-kystes dans lesquels on ne voit que deux fentes ne manquent pas (fig. 78, pl. X) ; au fur et

à mesure que la fissuration progresse, les futurs Flagellés s'individualisent (fig. 91, pl. XI) et le système simule un œuf en division. Finalement, les éléments se pédiculisent et ne sont plus réunis que par leurs extrémités postérieures très amincies (fig. 89, pl. XI).

Dans les pseudo-kystes à plus de quatre nuclei, un réseau de fentes découpe la masse. Si l'on fait la mise au point microscopique sur le plan équatorial horizontal, on aperçoit des incisures régulièrement disposées qui correspondent aux fentes de clivage (fig. 92, pl. XI). Il existe une différence profonde avec la segmentation de l'œuf; ici les plans de clivage disloquent d'un seul coup l'édifice pseudo-kystique en flots cytoplasmiques monoénergides, la masse s'émiettant brusquement. Dans l'œuf, la division nucléaire marche de pair avec la plasmotomie; dans les pseudo-kystes de *Proteromonas*, les deux processus sont indépendants et n'obéissent vraisemblablement pas aux mêmes facteurs.

La segmentation suit parfois une marche différente; une grande scissure divise la masse en deux parties égales (fig. 83, pl. X) ou inégales (fig. xvii A et B) et cha-



FIG. xvii. Division inégale d'un pseudo-kyste de *P. lacertae* var. *tarentolae*. A, début de l'évolution; B, une des portions a fourni trois individus flagellés (d'après le vivant).

cune d'elles évoluant pour son propre compte se découpe comme il a été dit.

Les scissures dessinent un réseau à mailles vaguement polygonales, chaque maille délimitant une énergide. Une vue superficielle du pseudo-kyste en cours de segmentation donne l'impression d'une blastula à gros éléments (fig. 9, pl. VIII). Le terme de *blastuloïde* créé par CHATTON, pour désigner ce stade, est tout à fait expressif. La fig. 92, pl. XI correspond au

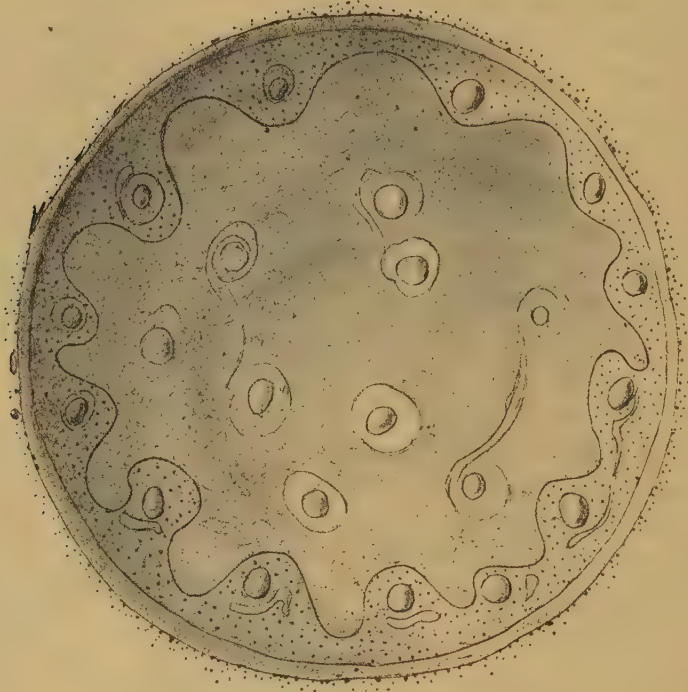


FIG. XVIII. Grand pseudo-kyste de *P. lacertae* var. *tarentolae* creusé d'une énorme vacuole centrale et montrant les saillies cytoplasmiques au niveau de chaque noyau (d'après le vivant).

même moment de l'évolution, mais représente la coupe optique d'un pseudo-kyste coloré à l'hématoxyline.

La couche de cytoplasme périphérique se renfle, vers l'intérieur, au niveau de chaque noyau et forme alors une ligne d'ondulations régulières (fig. XVIII). Elle possède déjà une grande contractilité et sans cesse son contour varie. Les incisures se produisent au niveau des creux (fig. 92, pl. XI). Les saillies cytoplasmiques grossissent rapidement, les fentes de clivage progressent et tendent à atteindre le centre de la sphère;

en même temps la vacuole centrale diminue de plus en plus de volume pour disparaître finalement. D'ailleurs, elle peut être remplacée par un réseau cytoplasmique formé de fines travées limitant des alvéoles pleins d'une substance liquide (fig. 75, 79, etc., pl. X). Parfois même, le système vacuolaire s'étend dans toute la masse, ne respectant que la bordure externe (fig. 69, pl. X). Quelle que soit la disposition des vacuoles centrales, leur contenu est assimilé avec une extraordinaire rapidité par le plasma périphérique; ce phénomène constitue l'un des traits caractéristiques de l'évolution des pseudo-kystes.

Les fentes de clivage s'orientent encore perpendiculairement aux cordons parabasaux qu'elles tranchent, sur leur passage, comme dans les kystes à deux ou quatre noyaux. Un peu avant le découpage, l'appareil manifeste un accroissement sensible de ses parties accolées aux noyaux tandis que les portions intermédiaires s'effilent de plus en plus (fig. 90, 91, 92, pl. XI).

Avant même que la segmentation soit achevée, les éléments mono-énergides prennent en peu de temps une forme ovoïde (fig. 10, pl. VIII) et acquièrent des flagelles dont les battements impriment au blastuloïde un balancement continu. La séparation des énergides ne tarde pas à être complète : les Flagellés sont individualisés. Leur forme varie extrêmement. Au début de mon étude, j'avais cru pouvoir distinguer deux catégories. Dans la première, entraient les individus en forme de toupie, de bonnet chinois ou de cloche, dans la seconde des individus grêles, généralement aplatis. Je pensais même que ces catégories correspondaient à des stades différents. Depuis, j'ai changé d'opinion. J'ai trouvé entre elles tous les intermédiaires possibles et j'ai vu devenir lancéolés des *Proteromonas* en toupie.

Dans le pseudo-kyste, les Flagellés manifestent souvent une métabolie intense qu'ils ne montrent plus après leur libération. Lorsque les flagelles sont complètement développés, les *Proteromonas* s'agitent avec frénésie et rien n'est plus curieux qu'une préparation contenant des centaines de pseudo-kystes pleins de Flagellés (fig. 11, pl. VIII, et 94, pl. XI). La sortie s'opère comme dans le cas des mastigontes bi ou quadrinucclés (fig. 12, pl. VIII). Les parois du kyste vidé s'affaissent lentement et finissent par s'accoler. Il ne reste alors qu'une boule de mucus.

e) LA GENÈSE DU SYSTÈME BASILAIRE. — La segmentation a pour effet de découper en éléments monoénergides la masse du parasite. Chacun d'eux possède un noyau, un fragment du réseau parabasal, un cen-

trirole et un paracentrosome. Le centriole donne naissance aux flagelles ; ceux-ci en sont une dépendance directe. Dans le pseudo-kyste de la fig. 88, pl. X, on voit, à côté d'un *Proteromonas* complet un individu dont le noyau est encerclé par l'appareil parabasal et dont le centriole indivis porte un flagelle assez court.

Plus tard, le centriole se scinde en deux grains qui restent unis par une desmose : le proximal reste le centriole proprement dit, le distal forme le blépharoplaste capable de se subdiviser. Le rhizoplaste des *Proteromonas* a donc valeur de centrodesmose et non d'axostyle. Si K. BELAR croit à sa valeur axostylique, c'est qu'il attribue une origine inexacte à l'axe squelettique des Trichomonades. Nous le montrerons dans un des chapitres de ce mémoire.

Il me semble bien que, dans quelques cas, la poussée des flagelles s'effectue après la division du centriole. Cette variante ne présente d'ailleurs pas une grande importance.

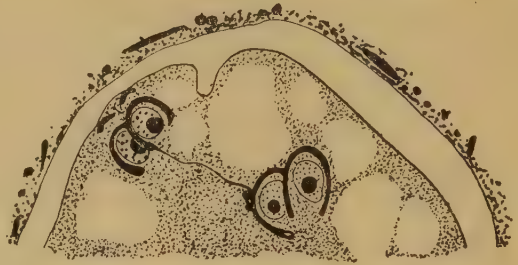


FIG. XIX. Disposition en fer à cheval du parabasal autour des noyaux.
Vap. os. H.

La centrodesmose, en s'allongeant, s'engage très exactement dans le paracentrosome annulaire, celui-ci étant venu se placer en avant du noyau dans la position que nous lui connaissons chez le trophozoïte. (Voir pour tous ces phénomènes les fig. 94, 96 et 97, pl. XI).

Dans les Flagellés intrakystiques, il m'a semblé que le blépharoplaste n'est jamais géminé. Je n'ai pu déceler la présence des grains sous-blépharoplastiques ; mais, étant donnée la rapidité avec laquelle s'effectue la division de tous ces organites, il n'est pas impossible que des individus, formés depuis peu, possèdent tous les détails structuraux que comporte le trophozoïte adulte.

L'appareil parabasal subit, lui aussi, quelques modifications. Dans certains pseudo-kystes, dès que la segmentation s'amorce, la substance de l'appareil se condense au voisinage du noyau qui se trouve enfermé dans une sorte de fer à cheval (fig. XIX). Parfois, les deux branches de la griffe s'unissent par leurs extrémités libres, tandis que deux ou trois autres branches poussent au point de soudure ; il se constitue de la

sorte un dispositif de suspension dans lequel repose le nucleus (fig. 95, pl. XI). Puis la portion de l'appareil parabasal tournée vers l'intérieur s'étire ou s'émiette et finit même par s'effacer ; il en résulte que le noyau porte sur son hémisphère externe un parabasal digité et isolé. Cet organite subit alors une rotation qui le ramène sur les côtés ou en arrière du noyau. Dans ce cas, les jeunes Flagellés emportent un appareil concentré, placé très antérieurement.

Cette évolution de l'appareil parabasal n'est point la plus fréquente, généralement il conserve sa disposition réticulée et les scissures le découpent en fragments ainsi que nous l'avons décrit. Si les crochets ou les griffes recouvrent par trop la partie antérieure du noyau, comme dans le cas précédent, ils se déplacent légèrement, dégageant de cette façon l'hémisphère antérieur. Le fragment du réseau parabasal que contient le Flagellé varie de taille et de forme, il atteint habituellement l'extrémité postérieure du corps, mais la portion qui occupe l'axe du Protozoaire peut s'effiler et disparaître (fig. 96, 97, pl. XI) comme elle peut aussi persister (fig. 99, 100, pl. XI).

J'ai l'impression, je ne dis pas la certitude, que l'appareil parabasal au cours de la formation du Flagellé vient s'insérer sur le centriole. Dans quelques mastigontes uninucléés, j'ai vu partir de l'appareil parabasal une ligne chromatique (claire si le noyau est sombre) qui passe autour du nucleus pour aboutir au centriole (fig. 99 et 100, pl. XI). Ce mode d'attache ne serait nullement incompatible avec l'insertion sur le blépharoplaste. En effet, si la fixation s'opère sur le centriole indivis, nous concevons fort bien que, lorsque le grain se coupe, le filament parabasal soit entraîné par le granule distal (insertion blépharoplastique) ou reste au contact du granule proximal (insertion centriolaire). Les deux dispositifs ont la même signification morphologique, le blépharoplaste représentant une partie du centriole. Du même coup, nous expliquons les différences signalées lors de la description du trophozoïte : les deux modes d'insertion peuvent également exister.

Le paracentrosome, que j'ai toujours vu unique, est relativement plus large que dans les individus âgés. Il s'applique contre le périplaste (fig. 101, pl. XI). Peu à peu, il se tasse en diminuant de diamètre et prend souvent la forme en entonnoir signalée chez le trophozoïte.

f) LES ANOMALIES DE LA SEGMENTATION. LES PSEUDO-COPULAS. — Elles méritent d'être décrites à cause des erreurs d'interprétation dont elles peuvent être l'origine. Je signalerai tout d'abord le découpage de

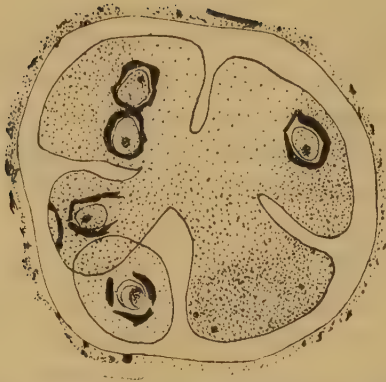


FIG. XX. Découpage, dans un pseudo-kyste de *P. lacertae* var. *tarentolae*, de segments anucléés et binucléés. Vap. os. H.

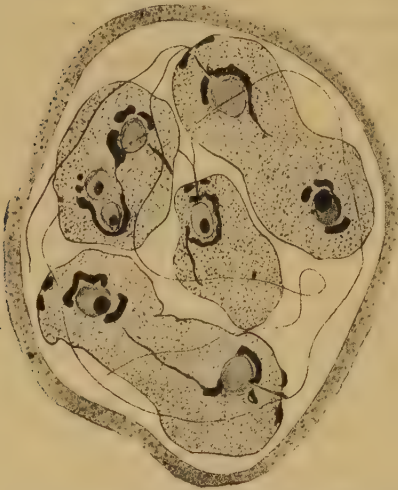


FIG. XXI. *P. lacertae* var. *tarentolae*. Pseudo-kyste contenant des segments bi et trinucleés; les flagelles sont formés. Vap. Os. H.

pl. VIII, fig. 94, pl. XI et fig. xvii B, xx et xxi).

La segmentation se produit aussi sur des pseudo-kystes dont les noyaux sont en division ou en cours de migration; c'est le cas des figures XIX et XX. On comprend fort bien alors l'origine des éléments à deux noyaux. Mais le plus souvent, le segment binucléé contient deux systèmes nucléaires au repos et dis-

segments anucléés (fig. xx) qui restent dans le pseudo-kyste comme reliquat cytoplasmique. Beaucoup plus fréquents sont les éléments à deux et trois noyaux (fig. 12,



FIG. XXII. *P. lacertae* var. *tarentolae*. Deux individus unis par leur base et provenant d'un segment binucléé (d'après le vivant).

tants, c'est en particulier le cas représenté par la figure XXI. On assiste fréquemment à la régularisation de ces monstruosités; une division plasmatique intervient qui aboutit à la formation d'individus à un noyau. Il n'en est pas toujours ainsi; aussi trouve-t-on des Flagellés libres doubles semblant provenir de la fusion de deux individus qui se seraient soudés par leurs extrémités postérieures (fig. XXII). Si je

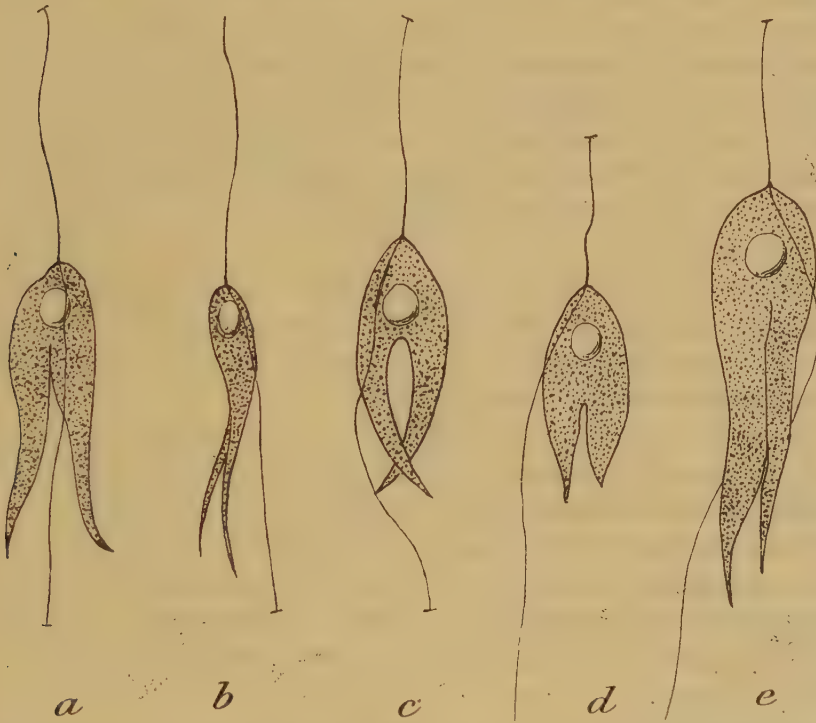


FIG. XXIII. *P. lacertae* var. *tarentolae*. Pseudo-copulas. *a*, *c*, *d*, obtenues avec $Mg Cl_2$; *e*, obtenue avec du liquide de Ringer hypertonique. (*a*, de face; *b*, de profil) (d'après le vivant).

n'avais pas assisté à leur formation et suivi leur destinée, je les aurais pris pour des copulas authentiques. Ces individus doubles se présentent comme deux cônes soudés par leur base; ils tournent sur place avec la plus grande vivacité. L'observation prolongée de pareils monstres ne m'a montré aucune modification dans leur forme ou leur allure.

La taille des segments manque souvent de régularité, aussi rencontre-t-on dans les pseudo-kystes des individus géants, pourvus d'un seul noyau, qui ne doivent pas être interprétés comme des copulas. Certains mesurent 30μ de long sur 8 à 12μ de large.

Il n'est pas exceptionnel d'observer, parmi les Flagellés obtenus expérimentalement, des exemplaires nantis de deux pointes postérieures. Parfois, la séparation remonte si haut qu'on a l'impression d'avoir affaire à deux individus soudés par leurs extrémités antérieures et réalisant la copulation (fig. XXIII). J'ai longuement suivi de telles formes et ne les ai point vues se modifier ; après fixation et coloration, j'ai pu m'assurer qu'elles ne possèdent bien qu'une paire de flagelles et qu'un seul noyau toujours à l'état quiescent. Il ne s'agit donc pas de copulas ; je désigne sous le nom de pseudo-copulas ces malformations. Il m'a semblé que les solutions de chlorure de magnésium favorisent leur apparition, mais elles existent aussi dans toutes les solutions et même dans le contenu rectal (très rarement). Je les compare aux anomalies analogues que nous décrirons chez le *Polymastix melolonthae*.

g) ETUDE EXPÉRIMENTALE DE LA SEGMENTATION. — Le morcellement des pseudo-kystes s'observe très rarement dans les conditions naturelles. Pour ma part, je ne l'ai vu que deux fois. CHATTON l'a constaté trois fois sur 400 Geckos parasités.

Le matériel que j'avais pu fixer et colorer était insuffisant pour une étude approfondie, j'essayai donc de provoquer artificiellement le phénomène afin de pouvoir trouver les stades qui me manquaient. Je soumis de nombreux Geckos à une abondante alimentation (jaune d'œuf, mouches, asticots), puis les fis jeûner pendant quelques jours : le résultat fut toujours négatif. Les Lézards soumis au froid¹ (glacière) ou à la chaleur pendant des temps variables ne me montrèrent rien que des sphères au repos.

C'est alors que j'eus l'idée de placer le contenu rectal dans une solution très légèrement hypertonique ; je fis appel au liquide de Ringer contenant 8 p. 1000 au lieu de 6 p. 1000 de chlorure de sodium. Les résultats dépassèrent toutes mes espérances. Soit en goutte pendante, soit entre lame et lamelle, à une température de 18° on observe une demi-heure après la mise en train de l'expérience de nombreux kystes avec fentes de clivage ; 10 à 15 minutes plus tard la masse s'émiette et vingt minutes après les éléments monoénergides ont acquis leurs flagelles. Le phénomène se présente avec les mêmes caractères que dans les conditions

1. Les *Proteromonas* témoignent d'une grande résistance aux basses températures ; des Geckos tués par un séjour prolongé à des températures variant entre — 18° et — 21° me livrèrent, après ramollissement, des Flagellés actifs.

naturelles. Tous les kystes, quels que soient le nombre de leurs noyaux et l'état de ces derniers, se segmentent. La mise en branle de chaque système se fait après des temps variables, certains kystes n'entrent en segmentation que plusieurs heures après avoir été plongés dans la solution hypertonique.

Pour bien montrer que seule la pression osmotique entre en jeu, j'ai soumis les pseudo-kystes à l'action de solutions isotoniques variées :

NaCl 8 p. 1000 : une heure après l'immersion presque tous les kystes

se segmentent; beaucoup contiennent déjà des Flagellés très actifs. 24 heures plus tard, tous les *Proteromonas* sont encore vivants, mais les formes d'involution abondent. 6 jours après le début de l'expérience, les Flagellés subsistent encore.

Mêmes résultats avec KCl 10,18 p. 1000.

NaBr 15,4 p. 1000 : 55 minutes après l'immersion, on constate une forte rétraction du contenu des pseudo-kystes (fig. xxiv), quelques-uns montrent déjà des Flagellés très peu actifs. 3 heures plus tard, tous les pseudo-kystes sont

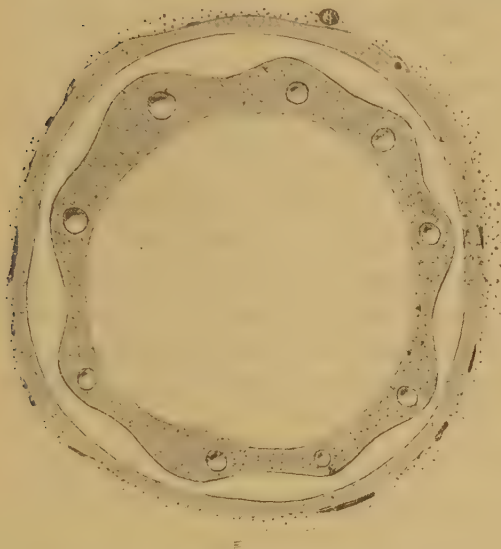


FIG. XXIV. *P. lacertae* var. *tarentolae*. Pseudo-kyste dont la masse cytoplasmique se contracte sous l'action d'une solution de Na Br 15,4 p. 1000.

en pleine évolution, les segmentations se régularisent, le processus se déroule normalement. 30 heures plus tard, les *Proteromonas* libres se déplacent lentement. La plupart des pseudo-kystes grouillent de Flagellés qui ne paraissent pas pouvoir sortir.

KBr 16,4 p. 1000 : 45 minutes après l'immersion, plusieurs kystes se segmentent. Tout s'effectue régulièrement. Longue survie des Flagellés.

LiCl 5,8 p. 1000 : comme avec NaBr, on observe au début une rétraction cytoplasmique suivie d'une régularisation. 3 h. 30 après, les kystes sont grouillants de Flagellés. 30 heures plus tard quelques *Proteromonas* survivent mais sont agonisants.

KI 22,7 p. 1000 : 20 minutes après l'immersion on trouve quelques

kystes contenant des Flagellés. Peu à peu, tous les pseudo-kystes entrent en segmentation et 4 heures après le début de l'expérience les Flagellés abondent. 55 heures plus tard, les *Proteromonas* sont encore bien vivants.

CaCl² 11,5 p. 1000 : tout marche normalement ; des kystes pleins de Flagellés 3 heures après la mise en train de l'expérience. 20 heures plus tard, quelques *Proteromonas* se meuvent avec difficulté dans la préparation.

MgCl² 9,7 p. 1000 : 55 minutes après l'immersion la segmentation apparaît, 20 minutes plus tard, les Flagellés sont formés ; après les irrégularités du début tout se régularise. Pseudo-copulas nombreuses. 17 heures plus tard de très beaux *Proteromonas* bien actifs.

Saccharose 38,4 p. 1000 : au bout de 45 minutes les kystes sont en bonne voie de segmentation. 1 h. 40 après le début de l'expérience les Flagellés circulent avec activité et ne montrent pas de malformations.

Le peu d'influence de la nature des ions ressort clairement de ces expériences, qu'ils soient mono ou bivalents leur action reste la même. La toxicité des sels employés paraît minime et ceux que l'on aurait pu croire très toxiques *a priori* ne le sont point. Le cas de l'iodure de potassium est particulièrement net. Les substances non électrolysables telles que le saccharose donnent des résultats identiques à ceux que l'on obtient par les sels.

Des facteurs physiques semblent être seuls à provoquer la segmentation des pseudo-kystes et la pression osmotique tient sûrement le principal rôle.

Avec des solutions plus concentrées, la segmentation s'effectue moins régulièrement et si l'on dépasse le taux de 10 p. 1000 de NaCl, on provoque l'apparition de phénomènes pathologiques : contractions, déformations, etc. On arrive même à plasmolyser le Protozoaire. Des kystes traités par une solution de NaCl à 10 p. 1000 pendant une dizaine de minutes, puis portés dans une solution à 6 p. 1000 se segmentent régulièrement. Avec les solutions de saccharose, on arrive au même résultat.

Ces phénomènes rappellent incontestablement ceux de la parthénogénèse par les solutions hypertoniques. Ils en diffèrent cependant par le fait que dans les pseudo-kystes les noyaux n'entrent pas en mouvement. Nous assistons simplement au clivage, au morcellement de l'édifice plurinucléé en parcelles monoénergides. Cependant, le stimulus impressionne le centriole qui se divise et engendre les flagelles avec leur

système basilaire, en outre l'appareil parabasal subit le contre-coup de ces modifications.

« L'œuf, a dit DELAGE (1901), est dans un état d'équilibre instable et une excitation convenable et non spécifique suffit pour le déterminer à se développer. » Cette proposition s'applique avec autant de vérité à nos mastigontes. Nous savons que leur relation nucléo-plasmatique est troublée; la masse de cytoplasme s'accroissant beaucoup plus que la masse nucléaire. A cette première cause de déséquilibre s'en ajoute d'autres. Dans le pseudo-kyste existent des substances (enclaves vacuolaires) qui ne se retrouvent pas dans le trophozoïte normal (substances rapidement assimilées au cours de la genèse des Flagellés), leur présence apporte vraisemblablement un trouble dans le métabolisme, augmentant ainsi le déséquilibre du système.

L'action des solutions hypertoniques sur les pseudo-kystes doit être essentiellement déshydratante. Il y a sûrement une soustraction de liquide qui incite l'édifice à se disloquer. C'est l'explication donnée par BATAILLON, dès 1900, de la parthénogénèse provoquée par les solutions hypertoniques. « Le milieu, écrit-il en 1910, agit par sa pression osmotique en soustrayant à l'œuf une certaine proportion de liquide. » Je ne vois pas de meilleure formule. En 1922, E. JUST réalisant la parthénogénèse sur les œufs d'Oursins par le simple emploi d'eau de mer hypertonique n'use plus du traitement correcteur de LOEB; il lui suffit de faire appel à une concentration convenable. Aujourd'hui, il n'y a donc plus de doute, le rôle de l'hypertonie dans les processus de segmentation apparaît clairement.

La soustraction de liquide est en quelque sorte évidente dans les cas où la contraction du pseudo-kyste atteint une grande amplitude, comme nous l'avons observée avec la solution de NaBr à 15,4 pour 1000 (fig. XXIV). Cette solution, théoriquement isosmotique de la solution de NaCl à 8. p. 1000, n'est pas forcément isotonique; ce qui revient à dire que, physiologiquement et indépendamment de toute toxicité, des sels également ionisés ne jouent pas de façons identiques. Cette notion a été déjà mise en évidence par LOEB, dans ses expériences de parthénogénèse.

Quelques autres observations nous engagent à ne pas voir dans l'hypertonie l'unique facteur de la segmentation. Si nous abandonnons pendant longtemps (20 à 48 heures) des pseudo-kystes dans du liquide de Ringer normal ou dans une solution de chlorure de sodium à 5 ou

6 p. 1000, il n'est pas exceptionnel d'assister à l'évolution de certains d'entre eux, toujours en nombre infime. Quelle explication donnerons-nous de ce fait ? On peut supposer qu'à la longue, les mastigontes laissent diffuser certaines substances, que leur état d'équilibre se trouve modifié par le changement de milieu et que la segmentation est leur seule réponse aux divers traitements qu'on leur inflige.

Après avoir indiqué certaines des causes qui incitent le système à se morceler, il nous reste à rechercher la nature des forces qui entrent en jeu dans la formation des fentes de clivage. En apparence, nulle activité nucléaire ou centrosomique n'intervient. Ce découpage du plasma si net, si régulier rappelle celui que l'on décrit dans la schizogonie des Sporozoaires. Même décalage dans le temps entre la caryotomie et la plasmotomie. Une différence néanmoins doit être relevée. Dans nos pseudo-kystes la multiplication nucléaire marche à peu près de pair avec l'accroissement cytoplasmique, ce parallélisme ne se retrouve qu'exceptionnellement chez les vrais Sporozoaires (Télosporidies de SCHAUDINN).

L'édifice plurinucléé que réalise le mastigonte n'a pas une structure homogène. Les noyaux ne sont point épars dans une masse identique à elle-même en toutes ses parties ; ils paraissent exercer une attraction sur le plasma ambiant. L'observation révèle, en effet, qu'à leur voisinage le cytoplasme devient plus dense. L'énergide s'individualise sûrement dans la masse avant toute segmentation (je prends le terme énergide avec le sens que lui accordait SACHS (1892) qui l'a créé : le noyau avec le cytoplasme soumis à son influence). Entre les diverses énergides, existent donc des zones plasmatiques particulièrement fluides et vacuolisées diminuant la cohésion du système (schéma fig. xxv).

Ces zones correspondent au diastème observé dans la division cellulaire indirecte ; espace étroit, alvéolaire ou même vacuolaire, qui apparaît au niveau du futur sillon équatorial ; il a été vu en toute netteté chez les Champignons inférieurs tels que *Synchytrium* et *Phycomyces*.



FIG. xxv. Schéma montrant la condensation du plasma autour des noyaux d'un pseudo-kyste.

Dans nos expériences où interviennent des solutions hypertoniques, nous assistons à la formation de fentes de clivage sur l'emplacement des lignes* de moindre compacité. Vraisemblablement, la soustraction de liquide crée à leur niveau une zone de plus grande tension superficielle, déséquilibre local se traduisant par une invagination à bords très nets. Nous acceptons ici la conception de BÜTSCHLI (1876-1892) et de MAC CLENDON (1910) pour qui le diastème correspond à une zone de plus forte tension superficielle. Elle a été brillamment vérifiée par SPEK (1918 *a* et *b*) et l'on sait aujourd'hui que le plasma fait hernie au point où la tension superficielle s'abaisse. Nous ne retiendrons pas la thèse opposée, soutenue par ROBERTSON (1909).

Dans le plasma des pseudo-kystes en voie de segmentation, je n'ai pas vu avec certitude de courants internes. Pourtant, les déformations de la couche périphérique (signalées plus haut) traduisent bien, semble-t-il, des mouvements intracytoplasmiques et correspondent peut-être aux vagues superficielles de l'œuf d'Oursin à la première division (CHEVROTON et VLÈS, 1911).

Rappelons, enfin, que la narcotisation ou le traitement par les solutions hypotoniques d'œufs fécondés n'enraie pas la division nucléaire mais l'oriente dans le sens de l'amitose, ainsi qu'il ressort des travaux de WILSON (1895), de HAECKER (1900) et de CONKLIN (1912 et 17) portant respectivement sur les œufs d'Oursin, de *Cyclops* et de *Crepidula*. WILSON, traitant par l'éther des œufs de *Toxopneustes*, observe des divisions nucléaires sans fuseau ni aster et obtient des systèmes non segmentés contenant un nombre variable de noyaux, il suffit de les porter dans de l'eau de mer normale pour en provoquer le clivage. L'analogie avec nos pseudo-kystes ne laisse pas d'être remarquable. Ne pourrait-on pas supposer que les mastigontes se forment en milieu hypotonique où ils multiplient leurs noyaux par amitose et qu'ils s'émiettent lorsqu'on les place dans un milieu légèrement hypertonique? On peut tenir compte de cette hypothèse dans l'interprétation du cycle.

h) LES FORMES D'INVOLUTION. — Une forte proportion des *Proteromonas lacertae* conservés en goutte pendante ou entre lame et lamelle, soit dans une solution hypertonique ou isotonique, soit dans un des milieux culturels de DRBOHLAV, manifestent au bout d'un temps, dépassant généralement 24 heures, des modifications morphologiques intéressantes qui nous expliqueront certaines erreurs d'interprétation commises par divers auteurs.

La plupart de ces individus anormaux présentent l'invagination plus ou moins accusée de leur moitié postérieure dans leur moitié antérieure. Au début, l'animalcule prend une forme biconique (fig. 13, pl. VIII), puis il s'élargit considérablement, tandis que le cône inférieur s'abaisse de plus en plus et arrive à être contenu dans une concavité creusée dans la moitié antérieure (fig. 14, pl. VIII). Finalement le cône inférieur disparaît et le *Proteromonas* affecte la forme d'une coupe parfois aussi déprimée qu'un verre de montre (fig. 15, pl. VIII). A ce stade, on aperçoit dans le cytoplasme, au-dessous du noyau, une large vacuole ; le Flagellé vu de face montre alors une couronne cytoplasmique encerclant une cavité centrale, cet aspect rappelle celui d'un *Blastocystis*. Entre les deux Protistes, n'existe cependant aucun lien de parenté. La ressemblance avec les *Blastocystis* se retrouve encore chez les individus sphériques creusés d'une énorme vacuole qui rejette sur le côté noyau et appareil parabasal (fig. 19 *a* et *b* pl. VIII). On rencontre aussi des *Proteromonas* en forme de cloche (fig. 16 et 17, pl. VIII) dans lesquels la partie postérieure s'invagine à la manière d'un fond de bouteille ou s'aplatit en s'élargissant beaucoup (fig. 18, pl. VIII).

Ces formes doivent être considérées comme résultant, pour la plupart, d'un début de cytolyse. Leur fixation nous a révélé, chez certaines d'entre elles, l'existence d'un appareil parabasal (lipoïde) démesurément vacuolisé. Il est vraisemblable que d'autres petites vacuoles résultent du gonflement de particules lipoides. Ce phénomène se rapporte à la cavulation décrite par PROWAZEK (1908, 1915) chez divers Protozoaires ; je l'attribue à l'augmentation du nombre des ions H. L'acidité réelle des cultures augmente avec le temps, les évaluations du PH l'ont surabondamment démontré.

6. — LES KYSTES DE RÉSISTANCE

Il existe indubitablement chez les *Proteromonas* de véritables kystes qui s'enveloppent d'une membrane épaisse. Je les nomme kystes de résistance pour les opposer aux pseudo-kystes de multiplication.

Ces formations n'ont pas encore été décrites. Elles sont de taille fort minime. Chez *P. lacertae* var. *tarentolae*, j'en ai trouvé mesurant 3 μ de diamètre (fig. 102, pl. XI). Elles dépassent rarement 4 μ . Pour *P. longifila*, elles atteignent d'une façon presque constante 3 μ 5.

Ces kystes affectent une forme régulièrement sphérique, leur mem-

brane peut être très épaisse et se colore vivement, au moins dans certains cas, par l'hématoxyline. Toujours ils contiennent un seul noyau, contre lequel on aperçoit le centriole dans les exemplaires particulièrement bien colorés (fig. 102, 103, 104, pl. XI). L'appareil parabasal est très net et souvent moniliforme ; dans certains de ces kystes, le plasma devient plus dense en un secteur qui forme une sorte de calotte plus sombre que le reste de la masse. Le cytoplasme très clair est dépourvu de toute enclave. La triple coloration de Prenant m'a donné de beaux résultats. Jusqu'ici aucun auteur n'a fait allusion aux éléments qui assurent la dissémination de l'espèce. Les petits kystes résistants assument certainement cette fonction, c'est par eux que se contaminent Lézards et Salamandres. Les pseudo-kystes, trop fragiles, ne résistent ni à la dessiccation ni aux chocs.

7. — EXAMEN CRITIQUE DES TRAVAUX DE NOS DEVANCIERS : ERREURS D'OBSERVATION ET D'INTERPRÉTATION.

PROWAZEK (1904) a tracé de *Proteromonas lacertae* un cycle compliqué et erroné qui n'a pas encore été exactement corrigé. Certains auteurs, tel que HARTMANN (1921), continuent à l'admettre intégralement. Pour l'intelligence de l'exposé nous reproduisons le schéma dressé par PROWAZEK lui-même (fig. XXVI).

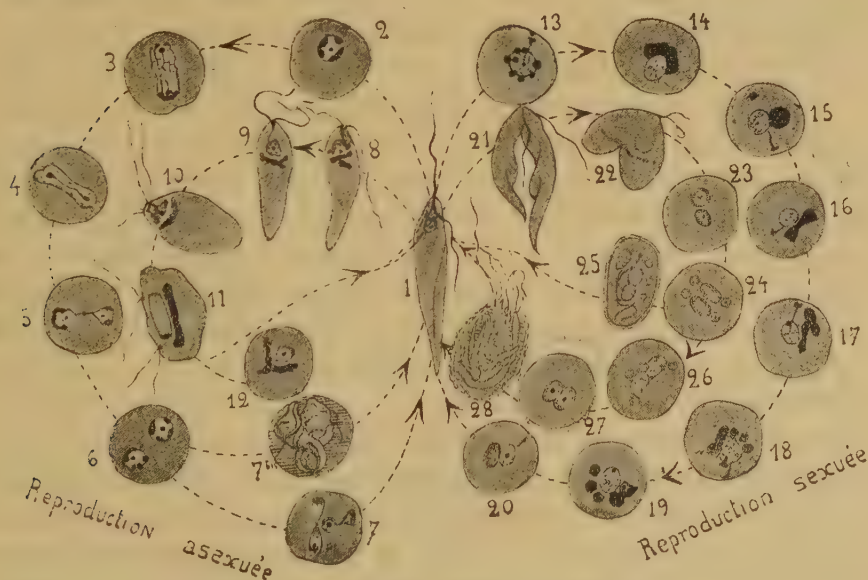


FIG. XXVI. Schéma du cycle de *P. lacertae*, d'après PROWAZEK.

1° La reproduction asexuée s'opère suivant deux modes. PROWAZEK distingue deux sortes de trophozoïtes, l'une sans chromidium (= appareil parabasal) ou génération indifférente, l'autre avec chromidium ou génération gamétoïde.

Dans la première catégorie, la reproduction se fait par kystes de multiplication (fig. XXVI, 1 à 7) ; l'animal perd ses flagelles, s'entoure d'une membrane gélatineuse. La chromatine s'applique contre la membrane nucléaire et s'épaissit en un bourrelet irrégulier qui, plus tard, se fragmente en quatre ou cinq corps en boudin entourant l'« Innenkörper » très net. La division nucléaire s'effectue amitotiquement, le corps interne s'étire en haltère et donne deux « Innenkörper » arrondis et flanqués de masses chromatiques en forme d'écailles. Dans le plasma, apparaît une vacuole pulsatile. Bientôt dans le kyste, on voit deux Flagellés issus de cette division. Aucun détail n'est fourni sur leur genèse. Dans de rares cas, le noyau se divise deux fois de suite, il se forme alors quatre individus frères.

On n'aura pas beaucoup de peine à reconnaître, au moins en partie, le début de l'évolution des pseudo-kystes. PROWAZEK a méconnu leur appareil parabasal, mais je dois bien dire que je ne suis pas sûr que toutes ses images se rapportent bien à des mastigontes de *Proteromonas*. Sa figure 54, pl. III, représente un kyste de multiplication, les masses chromatiques qui flanquent le noyau du bas sont incontestablement deux parcelles de l'appareil parabasal, on peut également les retrouver sur la figure 5 du schéma XXVI.

La distinction faite, par le protistologue allemand, de deux catégories basées sur la présence ou l'absence du chromidium est radicalement fausse ; l'appareil parabasal ne manque jamais chez les Protozoaires en question. Des techniques défectueuses peuvent le faire disparaître et expliquent en partie l'erreur. On ne doit en aucune manière, distinguer une génération indifférente d'une génération gamétoïde. Cette dernière (fig. 8 à 12 du schéma) se reproduirait par division binaire, pendant laquelle les Flagellés conserveraient leur appareil locomoteur.

2° Reproduction sexuée : encore suivant deux modes. Le premier réaliserait une autogamie parfaite, il est fort compliqué. Avant de s'enkyster les *Proteromonas* forment des étoiles d'agglomération, puis s'arrondissent en s'enveloppant d'une délicate membrane. Le noyau du kyste grossit et à sa périphérie transsudent des gouttelettes d'une substance

colorable qui forment des vésicules dont le nombre ne dépasse jamais huit (fig. 13 du schéma). Puis ces vésicules se fusionnent pour donner le noyau chromidial ou sexuel (fig. 14 et 15 du schéma). Ce noyau subit deux divisions successives, on a alors 4 nuclei-fils dont deux entrent à nouveau en division. Le vieux noyau persiste, mais il se colore faiblement, très pauvre qu'il est en chromatine. Parmi les 6 noyaux sexuels, 4 disparaissent; les 2 restant deviennent les pronuclei qui s'unissent pour donner le syncaryon. Le kyste contient, en plus, le vieux noyau dégénéré et le système basilaire des flagelles (fig. 16 à 20 du schéma). Il demeure assez longtemps en cet état, au bout de quelques jours la chromatine se rassemble au centre du noyau sexuel formant un « Innenkörper ». L'ancien nucleus se réduit, devient compact et se colore intensément. La membrane s'épaissit, on lui reconnaît un double contour, le kyste a maintenant l'aspect d'une capsule jaunâtre à contenu sombre dans lequel on ne distingue rien.

DOBELL (1908) mit en doute ces faits. D'après lui, les figures de PROWAZEK se rapportent à des organismes végétaux, plus ou moins voisins des Levures, qu'il retrouve dans l'intestin antérieur des Grenouilles.

A mon avis, l'auteur allemand a observé plusieurs faits dénués de rapports entre eux :

1° Les rosaces d'agglomération sont sans relation avec un processus reproducteur. Sans doute, souvent les individus qui les composent s'arrondissent, mais comme nous l'avons indiqué ce changement de forme dépend d'un état pathologique et annonce fréquemment la mort prochaine.

2° La transformation normale d'un trophozoïte en un pseudo-kyste a été fidèlement représentée par PROWAZEK (1909a) pour le *P. lacertae* du *Tropidurus torquatus*.

3° PROWAZEK décrit comme autogamie la dégénérescence de *Proteromonas* sphériques et altérés. Dégénérescence que j'ai indiquée en temps et lieu. Tant qu'au noyau sexuel chromidial, il correspond à l'appareil parabasal; toutes les modifications qui lui sont attribuées représentent d'incontestables altérations; le morcellement, l'accolement contre le noyau s'observent avec la plus grande facilité dans les vieilles cultures, dans les préparations âgées faites entre lame et lamelle.

Enfin, le kyste jaunâtre à parois épaisses (fig. 80 et 81 de la pl. III)

n'appartient sûrement pas aux *Proteromonas*, peut-être s'agit-il d'un kyste d'Amibe ou de *Chilomastix*.

Quant à DOBELL, il a confondu les kystes étudiés par PROWAZEK avec le *Blastocystis enterocola* des Batraciens. Le « chromidium » de ces Protistes n'a rien de commun avec l'appareil parabasal des Flagellés. ALEXEIEFF (1910) qui a pu examiner les préparations de DOBELL a bien reconnu dans ces prétendus kystes des formations analogues à celles qu'il prit tout d'abord comme kystes de *Trichomonas* et dont il fit plus tard des *Blastocystis*. Remarquons en passant que les *Proteromonas lacertae* n'existent point chez les Batraciens anoures et qu'ils se localisent au rectum de leurs hôtes. DOBELL a suivi l'évolution en chambre humide des prétendus kystes. Mais je crois qu'aucune de ces formes évolutives ne proviennent des *Blastocystis*. Certains de ces éléments sont de vraies Levures, la figure 5 de DOBELL le démontre avec évidence ; tant qu'aux tubes allongés qui en dériveraient et qui se morcelleraient, on n'a pas de peine à y reconnaître le *Basidiobolus ranarum* ; la figure 6 du travail de DOBELL représente la germination d'une cellule conidienne ; la figure 7 le découpage d'un filament.

KOFOID (1916) ne croit pas à l'existence de l'autogamie mais prétend à tort que PROWAZEK a confondu le *Proteromonas* avec des levures. Répétons encore une fois que le protistologue allemand n'a pas fait entrer de *Blastocystis* dans son cycle du parasite des Lézards.

Toujours d'après PROWAZEK, il existerait chez *Proteromonas lacertae* un autre mode de reproduction sexuée, d'ailleurs fort rare : l'hétérogamie (fig. 21 à 28 du schéma XXVI). Les individus gamétoïdes qui copulent sont de tailles différentes et affectent le plus souvent une forme en demi-lune. Ils s'unissent par leurs extrémités antérieures. Les flagelles de l'un d'eux se résorbent, si bien que la copula ne possède qu'une paire de fouets. Les deux conjoints s'arrondissent et la dernière paire de flagelles disparaît. Plus tard, dans la copula, on peut voir deux gros noyaux flanqués de quatre, cinq ou six beaucoup plus petits qui résulteraient de mitoses réductionnelles. En même temps dans certains cas, deux longs flagelles intrakystiques se forment. Le kyste de copulation s'entoure d'une membrane gélatineuse et rejette un corps d'excrétion minime qui s'applique étroitement contre la paroi.

Les petits noyaux de réduction ont l'apparence des nuclei sexuels de l'autogamie ou ce qui revient au même du chromidium de la génération gamétoïde. Ils subissent une résorption tandis que les noyaux

sexuels grossissent, puis se fusionnent. Le kyste durable est achevé. Le noyau se divise alors sur le mode amitotique en 2, 4, 8, 16 et plus, en vue de la formation des Flagellés qui se libèrent et deviennent le point de départ de nouvelles générations.

Sans nier, en aucune façon, la possibilité d'une reproduction hétérogamique, je ferai néanmoins remarquer que les copulas figurées par PROWAZEK sont toujours biflagellées et ressemblent étrangement aux pseudo-copulas que nous rencontrons dans nos expériences. Les nuclei de réduction représentent indubitablement l'appareil parabasal, le texte de PROWAZEK est fort explicite sur ce point. Je n'ai rien vu de semblable à un corps expulsé hors de la soi-disant copula. Tant qu'à la fusion des noyaux sexuels, elle n'est pas figurée dans le mémoire en question, et je n'ai point observé de phénomène pouvant être assimilé à une amphimixie.

A mon avis, tous les faits d'hérétogamie décrits par PROWAZEK, si l'on en excepte la copula d'ailleurs fort suspecte, se rapportent au début de la multiplication nucléaire dans les pseudo-kystes, mais je ne saurais être affirmatif, les images qui accompagnent le texte allemand ne montrant pas ou très mal l'appareil parabasal.

Bref, notre auteur a vu en dehors de la division binaire longitudinale du Flagellé, la formation des pseudo-kystes qu'il a incorporée partie dans la reproduction soi-disant hérétogamique, partie dans une reproduction végétative indifférente. Les autres faits se rapportent soit à des Protistes d'un genre différent, soit à des phénomènes pathologiques.

ALEXEIEFF (1911 a) décrit le passage de *Proteromonas longifila* à la forme *Blastocystis*. En réalité, il s'agit de l'enkystement de *Proteromonas* comme le montre ses figures 13 à 16. Mais les deux derniers stades (fig. 17 et 18) appartiennent au *Blastocystis enterocola*. L'auteur reconnaissait qu'il n'avait pas trouvé d'intermédiaire entre ses figures 16 et 17.

CHATTON (1917) a bien vu les stades uni et plurinucléés ainsi que les principales étapes de la formation des Flagellés, mais il s'est mépris sur leur nature. Il en fait de véritables *Blastocystis*. Dans la planche qui accompagne son texte, la figure 1 se rapporte certainement à ces Protistes au repos et en division, il en est de même pour l'élément situé en bas et à droite de la figure 2 : ses noyaux sont typiques. Tant qu'aux figures 8 et 12, elles pourraient bien avoir trait à la reproduction sexuée d'un *Blastocystis*.

La confusion commise par CHATTON s'explique facilement ; car dans le Gecko, peut-être plus que dans les *Lacerta*, on rencontre en même temps des mastigontes en évolution et des grands *Blastocystis* en cours de sporogénèse¹. D'autre part, l'emploi exclusif des techniques courantes rendait, en quelque sorte, l'erreur inévitable par la destruction des points de repère tels que le paracentrosome et l'appareil parabasal.

WENYON (1920) paraît bien ne pas avoir confondu les pseudo-kystes avec des *Blastocystis*, mais son texte est loin d'avoir la netteté désirable sur ce point essentiel. D'ailleurs, il n'infirme pas les travaux de CHATTON. Les images fournies par WENYON dénotent toutes une fixation insuffisante ; l'appareil parabasal n'est pas conservé dans son intégrité : paracentrosomes et centrioles ne sont pas vus. L'étude porte uniquement sur des préparations fixées et colorées, aussi ne sera-t-on pas étonné que le cycle tracé soit entaché d'erreur. WENYON prend pour une copulation qui s'effectuerait au moment de l'enkystement la division en deux d'un pseudo-kyste binucléé. Sa série de figures *n, o, r, s*, doit être suivie en sens inverse, c'est-à-dire dans l'ordre, *s, r, ...o, n*, La série *t...y*, qui représente la première division de la prétendue copula doit s'insérer dans la première.

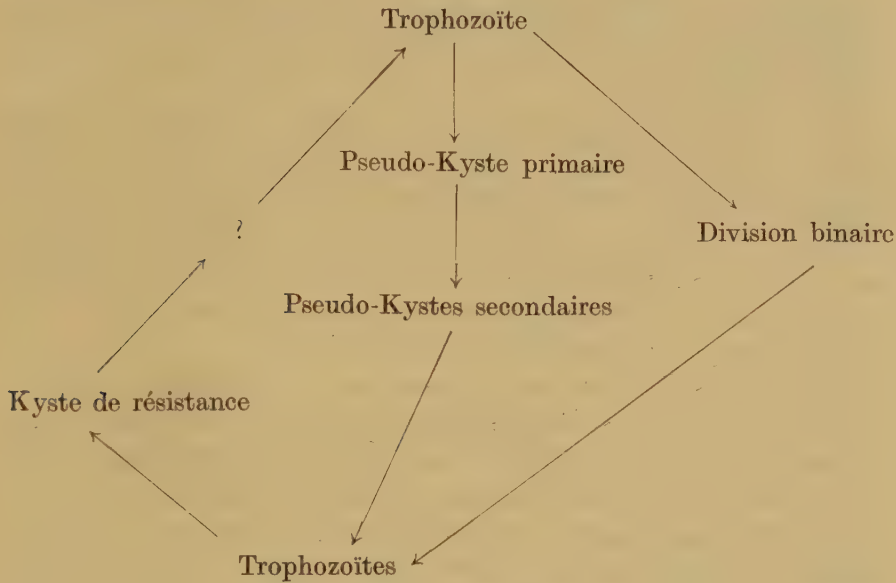
8. — LE CYCLE DES PROTEROMONAS

Nos recherches ne nous ont jamais montré de phase sexuée dans la vie des *Proteromonas*. Cette constatation négative ne permet point de nier l'existence de toute sexualité chez ces Flagellés, mais la prudence la plus élémentaire nous commande de la tenir pour hypothétique.

La Saurien ou l'Urodèle se contamine en ingérant des kystes de résistance d'où sort un Flagellé (trophozoïte) qui se reproduit par division binaire longitudinale. Sous certaines conditions, le trophozoïte perd son appareil locomoteur, s'entoure d'une membrane gélatineuse et grossit considérablement tout en multipliant le nombre de ses noyaux. Cet édifice polyénergide très instable s'émiette en éléments monoénergides qui deviennent flagellifères. Nous ne les voyons pas différents des tropho-

(1) Les Geckos qui ont permis l'observation [de ces faits provenaient, comme ceux de CHATTON, du Sud-Tunisien (Foum-Tatahouine).

zoïtes et les considérons comme tels. Les individus flagellés s'enkystent isolément pour donner des éléments de dissémination rejetés à l'extérieur avec les excréments.



Il existe d'ailleurs chez les Flagellés parasites des cycles analogues. AWERINZEW (1916) a décrit sous le nom de *Pyramidomonas agamæ* (fig. LXXVI) un Flagellé à un fouet, hôte de l'*Agama mossambica*. Cette espèce vit normalement dans la lumière du rectum, mais elle pénètre dans les cellules épithéliales pour former des sphères plurinucléées qui se résolvent en « bourgeons » à un noyau destiné à tomber dans l'intestin pour y reconstituer leur flagelle.

L'analogie est encore plus frappante avec le cycle de certaines Herpétomonadines. Pour nous en tenir aux cas les mieux décrits, signalons l'étude faite par Miss MAC CULLOCH (1915) de *Crithidia euryophthalmi*. Dans le jabot de l'Hémiptère-hôte, le parasite s'arrondit, perd son flagelle et son noyau se divise plusieurs fois ainsi que les autres organites. Ces corps plurinucléés se morcellent en éléments à un noyau qui acquièrent un flagelle et sont de véritables trophozoïtes. Dans le rectum, la *Crithidia* s'enkyste (spore de MAC CULLOCH) et devient ainsi la forme résistante propre à la dissémination. Le parallélisme avec notre *Proteromonas* est complet.

9. — LA POSITION SYSTÉMATIQUE

GRASSI, BÜTSCHLI, KUNSTLER, SENN, LEMMERMANN, attribuant une grande importance au nombre des flagelles, ont placé *Proteromonas* parmi les Bodoninés. O. SWEZY (1916 b), à l'exemple de BÜTSCHLI, en a fait un vrai *Bodo* (*Prowazekia*).

Par contre, ALEXEIEFF (1911 f) prétend que ces Protozoaires n'ont rien de commun et classe le parasite des Lézards parmi les Cercomonadines (BÜTSCHLI). DOFLEIN (1916) crée pour lui la famille des *Prowazekellidae* qu'il incorpore aux Polymastigines. Il voit dans le *Proteromonas lacertae* une forme de passage des Bodoninés aux Polymastigines et ajoute-t-il : « welche eine gewisse Rolle in der Geschichte der Protozoenkunde gespielt hat ».

A notre avis, les *Proteromonas* possèdent les caractères de plusieurs ordres. Par le nombre de leurs flagelles, par la résistance de leur appareil parabasal à l'acide acétique ce sont de vrais Bodoninés, mais par la complexité de leur système basilaire et par leur mode de division nucléaire ils s'apparentent aux Polymastigines. L'opinion de DOFLEIN contient une large part de vérité; néanmoins nous maintiendrons les *Proteromonas* dans les Bodoninés et ne tenons pas pour légitime la création d'une famille qui leur serait propre. Les Cercomonadines, telles que les comprend ALEXEIEFF, renferment à la fois de vrais Bodoninés (*Cercomonas*) et des formes uniflagellées dont nous discuterons la place systématique à la fin de ce mémoire. Il n'y a donc pas lieu d'incorporer nos *Proteromonas* à cet ensemble hétérogène.

CHAPITRE III

LE PROBLÈME DES BLASTOCYSTIS

Sous le nom de *Blastocystis* (ALEXEIEFF, 1911 b)¹, on désigne des corps sphériques (5 à 100 μ) que l'on rencontre très fréquemment dans le tube digestif de beaucoup d'animaux (Vertébrés ou Invertébrés). Il ne serait

1. En 1881, CUNNINGHAM a décrit, sous le nom de *Protomyxomyces coprinarius*, un parasite intestinal qui passerait par un cycle complexe. Une Amibe engendrerait des corps sphériques de 3 à 9 μ dans lesquels on reconnaît facilement nos « microsphères »; ils donneraient sous certaines conditions des éléments flagellés. Dans ce cycle,

point naturel d'en parler dans un travail consacré aux Flagellés intestinaux, s'ils n'avaient été pris aussi souvent pour des stades évolutifs de ces Protozoaires.

ALEXEIEFF (1911 *a*) puis BACH et KIEFER (1922) ont fourni deux historiques de nos connaissances sur ces microsphères demeurées si longtemps énigmatiques. Au lecteur désireux de se renseigner sur ce sujet, nous conseillons vivement la lecture du deuxième mémoire dans lequel, cependant, deux travaux de GRASSI (1879 *b* et 1881) sont omis. Dans notre exposé volontairement abrégé, nous négligerons les auteurs qui n'ont pas exprimé une opinion sur la nature des *Blastocystis*, comme nous laisserons de côté tous les travaux de deuxième main.

1. — Position du Problème.

Les *Blastocystis* ont été interprétés de façons très diverses, en ne tenant pas compte des tout premiers travaux qui ne les concernent d'ailleurs pas spécialement, nous aurons à considérer les opinions suivantes :

Les *Blastocystis* seraient des kystes ou des stades évolutifs de Flagellés. — PERRONCITO (1888) a certainement décrit comme kystes du *Trichomonas* du Cobaye les *Blastocystis* vivant dans l'intestin de cet animal. SCHAUDINN (1903) les considère comme les copulas enkystées du *Trichomonas hominis*.

PROWAZEK (1904) leur accorde la même signification dans le cycle du *Trichomonas* du Rat, de l'*Eutrichomastix lacertae* et semble-t-il de l'*Octomitus intestinalis*. Plus tard (1908, 1911, 12 et 14), il étend cette manière de voir au *Trichomonas* de l'Homme.

BENSEN (1909), et UCKE (1907) professent la même opinion. Pour ce dernier le kyste se formerait grâce à l'énorme développement d'une vacuole qui rendrait le *Trichomonas* sphérique. ALEXEIEFF (1911 *a*) rapporte non sans hésitation ces microsphères à des kystes de Flagellés ; pour celles de la Salamandre, il pense qu'elles proviennent du *Proteromonas longifila*. Quelques mois plus tard, il reconnaît son erreur.

JAMES (1914), BRUG (1917), MAYER (1920) et NÖLLER (1921) continuent à assimiler les *Blastocystis* à des kystes de *Trichomonas* (Cobaye, Rat, Hamster, Homme).

s'insèrent aussi de véritables Champignons comme en fait foi la planche qui accompagne le texte. On ne peut dire à quel stade se rapporte le terme *Protomyxomyces* que nous considérons comme *nomen nudum*. Inutile de dire que les données de CUNNINGHAM ont été entièrement infirmées ; GRASSI dès leur publication en faisait justice.

Rappelons, pour mémoire, qu'en 1917 CHATTON les a considérés comme des stades évolutifs de Bodoninés.

Les *Blastocystis* seraient des Flagellés ou des Amibes dégénérés. — Pour WENYON (1910), les microsphères n'appartiennent pas au cycle des *Trichomonas*. Les structures de ces deux Protistes ne peuvent se comparer. On n'a pas assisté à la transformation d'un *Trichomonas* en un de ces prétendus kystes autogamiques qui, d'ailleurs, ne donnent jamais naissance à un Flagellé quelconque. Tout au plus, si l'on doit les considérer comme des Flagellés profondément dégénérés.

GÄBEL (1914) estime que les *Blastocystis* de l'Homme sont des kystes modifiés par l'action des médicaments.

Pour KUENEN et SWELLENGREBEL (1913) les microsphères seraient le produit de la dégénérescence de diverses cellules : cellules de l'hôte ou de parasites intestinaux. Les formes en division résulteraient, elles aussi, d'altérations cellulaires. SWELLENGREBEL (1917 b) précise sa pensée ; les *Blastocystis* ne sont en aucune façon des êtres autonomes, ils représentent une forme particulière de dégénérescence commune à plusieurs Protozoaires intestinaux, Rhizopodes ou Mastigophores. N'osant point nier les observations d'ALEXEIEFF, il prétend pourtant que le *Blastocystis enterocola* diffère des sphérules décrites chez l'Homme sous le même nom générique.

Nous pouvons dès maintenant écarter ces opinions. Il est bien exact que des Flagellés en état d'involution prennent l'aspect de *Blastocystis*. Ils se creusent d'une grande vacuole centrale qui refoule le noyau vers la périphérie. Nous avons étudié ces altérations chez les *Proteromonas* ; on les connaît chez d'autres espèces. Ainsi, en cultures, les *Leishmania* les présentent dans quelques cas. L'étude cytologique la plus rudimentaire permet de reconnaître dans ces formations les attributs essentiels des Mastigophores alors que les vrais *Blastocystis* en sont toujours dépourvus. JEPPE et DOBELL (1918) ont déjà remarqué que certains individus dégénérés de leur *Dientamoeba fragilis* simulent des *Blastocystis*. Il y a ressemblance sans rapport de parenté.

Les *Blastocystis* seraient des kystes d'Amibes. — Cette opinion a été soutenue, en particulier, par SCOTT-MACFIE (1915) à propos des Amibes intestinales de l'Homme.

Les *Blastocystis* seraient des Protistes autonomes à affinités végétales. — C. DOBELL (1908), croyant les microsphères de la Grenouille identiques aux kystes autogamiques du « *Bodo lacertae* »

décrits par PROWAZEK, leur attribue une nature végétale et les place au voisinage des Champignons inférieurs.

ALEXEIEFF (1911 *b*) crée le genre *Blastocystis*, qu'il rapproche des Levures et en expose le cycle. Dans une série de notes (1916-1917), il apporte de nouveaux renseignements sur sa cytologie et son évolution.

DE BEAUREPAIRE ARAGÃO (1922) et moi-même (1925) confirmons les observations d'ALEXEIEFF dans ce qu'elles ont d'essentiel.

On est surpris à première vue par la résistance qu'ont opposée maints chercheurs aux données du protistologue russe. C'est qu'en vérité, la multiplication secondaire et la sporulation se produisent rarement. Ces stades très fugaces échappent presque forcément à l'observateur qui dispose d'un matériel peu important. Néanmoins MATHIS (1913); WENYON (1915 et 1920), KOFOID, KORNHAUSER et SWEZY (1919), LOW (1916), STITT (1920), DOBELL (1921) et BOSCH (1924) admettent les affinités végétales de ces organismes.

A mon avis, la question des *Blastocystis* se trouve tranchée par les travaux d'ALEXEIEFF, d'ARAGÃO et par nos propres observations. Ces Protistes dénués de tout rapport ontogénique avec Mastigophores et Rhizopodes doivent être considérés comme complètement autonomes. Seules, leurs affinités restent incertaines.

2. — Habitat.

Les *Blastocystis* ne se localisent pas seulement au rectum ; ils se répartissent tout le long du tube digestif de leur hôte et deviennent plus nombreux dans la portion postérieure.

YAKIMOFF et MILLER (1922) ont montré qu'ils vivent chez les Insectes (Blatte). Je les ai trouvés chez la Courtilière et la plupart des larves de Lamellicornes que j'ai étudiées. Depuis longtemps, ils sont signalés dans la Sangsue (*Haemopsis sanguisuga*). Je présume qu'ils existent dans le tube digestif de tous les Batraciens et Sauriens. En effet, aucune espèce française de ces groupes n'en est dépourvue. Les Tortues sont également parasitées ; PROWAZEK a figuré comme kystes de son *Hexamitus intestinalis* de *Testudo*, d'incontestables *Blastocystis*, et ALEXEIEFF (1912 *c*) en a trouvé chez *Nicoria trijuga*, Chélonien de Ceylan.

Ils abondent dans l'intestin (surtout dans les cœcums) de la Poule où ils ont été vus depuis bien longtemps par GRASSI (1881). Le Canard les

héberge parfois en quantités énormes. Chez les Mammifères, ils ne sont point rares et une recherche systématique les révélerait probablement dans un nombre considérable d'espèces. On les connaît du Rat, de la Souris, du Hamster, du Cobaye, du Porc, des Singes, de l'Homme.

3. — Les Espèces.

Jusqu'ici, je me suis soigneusement abstenu de donner un nom spécifique aux microsphères. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne possédons pas de critères morphologiques suffisants pour distinguer diverses espèces parmi les *Blastocystis*. Tous ceux que je rencontre dans les Invertébrés, les Batraciens et les Reptiles me paraissent appartenir à l'espèce *B. enterocola*, la seule reconnue par ALEXEIEFF. Les variations de taille ne signifient rien. Dans les microsphères prises dans un même rectum, on observe des différences considérables, de 4 à 40 μ . Ni la forme des noyaux, ni l'aspect du corps interne, ni la distribution des inclusions cytoplasmiques ne nous permettent d'établir avec certitude la moindre coupure spécifique.

Les espèces décrites par BRUMPT (1912) (*Blastocystis sanguisugae* de l'*Hoemopsis sanguisuga*, *B. bufonis* du *Bufo vulgaris*, *B. cercopitheci* du *Cercopithecus ruber* et d'autres Singes) me paraissent douteuses ; tout au plus si, par concession, on peut maintenir le *Blastocystis hominis* du même auteur.

LYNCH (1922) tout en mettant *B. hominis* en synonymie avec *B. enterocola* reconnaît, en outre, deux autres espèces dans l'intestin de l'Homme : *B. gemmagina* et *B. sporogina*. Ni l'une ni l'autre, observées seulement dans des milieux de culture, ne sont valables ; la première se réfère soit à des altérations, soit au processus normal de la formation des kystes secondaires ; mais ni le texte, ni l'illustration ne permettent de se faire une opinion solide. Dans nos propres cultures (*B. enterocola* du Gecko), nous avons trouvé des aspects analogues à ceux que figure LYNCH dans sa planche III. Nous les avons vus se produire dans des milieux épuisés et toujours leur évolution a abouti à la mort, précédée d'une désagrégation plus ou moins complète. La deuxième espèce, comme l'a déjà remarqué KOFOID (1922), représente très vraisemblablement un *Blastocystis hominis*, parasité par un organisme peut-être voisin des *Sphaerita* que l'on trouve si souvent dans les Amibes et les Flagellés. Ce ne serait d'ailleurs pas le premier parasite des *Blastocystis* ; ALEXEIEFF (1912 à 1917) a

décrit un Amœbien *Mitrarium Dangeardi*, qui se nourrit aux dépens du corps interne.

4. — Cytologie et cycle évolutif.

a) LES KYSTOÏDES. — J'adopte ce terme créé par ALEXEIEFF (1917 f) pour désigner ses anciens kytes primaires. A mon sens, les kystoïdes représentent l'état végétatif du parasite. Inutile de les décrire longuement, ils sont connus de tous. Ils apparaissent le plus souvent comme des sphères parfaites entourées d'un halo muqueux transparent. ALEXEIEFF prétend que la forme sphérique est la seule normale, toute autre résulterait de déformations provoquées par des pressions. Je ne partage pas une

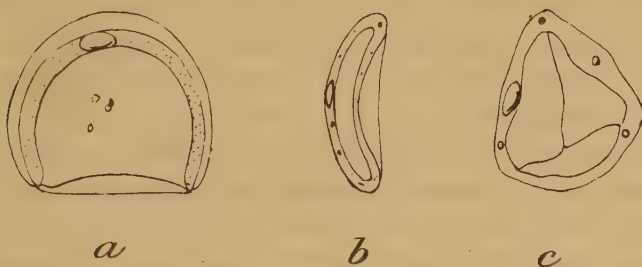


FIG. XXVII. *Blastocystis* non sphériques. *a*, de la Salamandre; *b* et *c*, de la Blatte (d'après le vivant).

opinion aussi rigoureuse. J'ai examiné, en goutte pendante, des kystoïdes vivants de Blattes, de Poules, de Salamandres et de Geckos présentant des formes variées (fig. xxvii et fig. 111, pl. XI). Tantôt, une calotte de la sphère s'enfonçait vers l'intérieur; tantôt, le plasma périphérique formait des crêtes irrégulières à la surface d'un globe interne plus consistant.

Le corps des kystoïdes se compose d'une pellicule cytoplasmique périphérique entourant une masse homogène jaunâtre ou verdâtre : le corps interne. Dans la pellicule cytoplasmique, se tiennent le ou les noyaux dont la structure a été parfaitement analysée par ALEXEIEFF et ARAGÃO. A l'un des pôles, on voit une calotte chromatique puissante, séparée du suc nucléaire par une petite bande incolore, due vraisemblablement à une rétraction artificielle provoquée par les fixateurs. Tantôt, le suc nucléaire se colore uniformément en gris par l'hématoxyline ou en rose par l'éosine, tantôt, il tient en suspension de fines granulations chromatiques. Une membrane extrêmement mince (niée par ARAGÃO) limite le nucleus.

Les kystoïdes multiplient leurs noyaux suivant un processus extrê-

mement simple, la calotte chromatique s'allonge, se transforme en un arc et se scinde en deux moitiés qui se placent peu à peu aux pôles de l'ellipsoïde nucléaire. Les granules chromatiques se répartissent en deux groupes sensiblement équivalents, tandis qu'une constriction équatoriale coupe l'élément en deux noyaux-fils. D'après ALEXEIEFF, la calotte chromatique disparaîtrait, se résolvant en granules. J'ai également vu ce phénomène, mais je le considère comme étant beaucoup moins général que le processus que j'ai décrit plus haut. On ne relève dans cette division aucun des traits caractéristiques des mitoses de Flagellés. Les noyaux-fils reconstitués se portent aux pôles du kystoïde.

La plasmotomie intervient sur des individus bi, tri, quadri, ou octonucléés, quelle que soit leur taille. D'ailleurs, on trouve des kystoïdes à un noyau mesurant 12 et même 15 μ de diamètre, tandis que d'autres atteignant, tout au plus, 6 à 7 μ contiennent 2, 3 ou 4 nuclei.

Comme on a déjà pu s'en rendre compte, caryotomie et plasmotomie ne sont pas synchrones.

La segmentation des kystoïdes s'effectue suivant deux modes.

1° Scissiparité par simple étranglement, décrite si souvent qu'il nous paraît tout à fait inutile d'insister. Les individus-fils qui en résultent seront uni ou binucléés suivant que l'élément maternel possédait deux ou quatre noyaux.

2° Découpage en trois ou quatre éléments uninucléés. Dans les individus à quatre noyaux ceux-ci se placent aux extrémités de deux diamètres perpendiculaires; des constrictionnements apparaissent entre les nuclei, découpant la masse en quatre parties égales (fig. 108, pl. XI), dans les individus trinucléés le processus est très analogue (fig. 109, pl. XI). ALEXEIEFF et LYNCH qui ont assisté à ce phénomène l'ont pris pour de la sporulation; les images que je donne montrent bien que les produits de ce découpage n'ont pas la structure des spores.

ALEXEIEFF a longuement étudié la cytologie des kystoïdes. Après avoir admis comme PROWAZEK que le corps interne (=corps de réserve) était constitué par du glycogène ou substance très voisine, il reconnaît que cela est inexact; en effet, jamais le « Lugol » ne colore en brun acajou le corps central. J'ai essayé, aussi, la coloration au carmin de Best; elle m'a fourni des résultats négatifs. ALEXEIEFF pense qu'il s'agit d'une substance albuminoïde dont la constitution chimique serait voisine de celle de la métachromatine! Son principal argument est tiré du fait que le rouge neutre précipite dans le corps interne sous forme de gouttelettes

roses : phénomène analogue à celui de la coloration vitale du vacuome des Levures, mais avec la métachromasie en moins. ALEXEIEFF, pour marquer cette ressemblance, appelle cette substance la paravolutine. Mais la réaction invoquée ne suffit point pour en caractériser la nature ; de nouvelles recherches microchimiques s'imposent.

Les grandes variations tinctoriales du corps interne, après fixation, s'expliquent par le fait que beaucoup des *Blastocystis* contenus dans les fèces ou dans le bol fécal sont morts. Les individus fixés vivants possèdent un corps interne qui ne se colore pas par l'hématoxyline et prend à peine une teinte rose avec l'éosine. Par contre, les exemplaires fixés *post mortem* manifestent une grande chromophilie aussi bien pour des colorants basiques qu'acides. KUENEN et SWELLENGREBEL (1913) avaient déjà noté que les microsphères se colorent comme des cellules mortes. Cela est vrai pour certaines d'entre elles, mais pas pour toutes ; ces auteurs avaient trop rapidement généralisé leurs observations. N'allaient-ils pas jusqu'à considérer tous les *Blastocystis* comme des éléments nécrosés !

ALEXEIEFF a remarqué que le corps interne se compose fréquemment de deux parties qui paraissent, l'externe liquide, la centrale solide. Il a décrit avec une minutie extrême les aspects qu'affectent la masse solide. Je pense, pour ma part, que les deux parties du corps interne sont constituées par la même substance, dont la viscosité augmente vers le centre (fig. 107, pl. XI).

Les inclusions sidérophiles de la pellicule cytoplasmique seraient, au dire d'ALEXEIEFF, des mitochondries d'origine nucléaire. Nous ne pouvons accepter ces vues ; elles se heurtent à trop de données cytologiques vraiment classiques. Les granulations du *Blastocystis* possèdent une extrême résistance vis-à-vis de l'acide acétique, on peut même affirmer que les fixateurs contenant une forte proportion de ce réactif les mettent mieux en lumière que les mélanges à base d'acide chromique ou osmique. Leur origine nucléaire paraît peu douteuse. Elles manquent de constance ; certaines microsphères en sont complètement dépourvues. Le seul gros argument que pourrait invoquer ALEXEIEFF, c'est la propriété qu'elles posséderaient de se reproduire par division. Mais je dois bien dire que si ces inclusions se présentent parfois sous la forme de grains réguliers, de chondriomites et de chondriocotes, il n'en est pas toujours ainsi. Le plus souvent mes préparations montrent des blocs irréguliers, anguleux ou grossièrement arrondis ; je n'y reconnais point les mitochondries que

j'ai eu l'occasion d'observer dans maints autres Protistes. Les aspects de division sont probablement fallacieux. Je préfère considérer ces granulations comme des produits rejetés par le noyau dans le plasma, phénomène décrit et vérifié surtout chez les Sporozoaires (LÉGER et DUBOSCQ, *Aggregata* ; V. DOGIEL, *Callinthrochlamys phronimae*). Elles manifestent d'ailleurs vis-à-vis des couleurs basiques la même affinité que la chromatine.

Je ne peux souscrire à l'assimilation que fait ALEXEIEFF de ces mitochondries (?) avec le trophochromidium (= appareil parabasal) de *Proteromonas* et de *Tetramastix*. Il s'agit d'éléments différents, la possibilité de les colorer par un réactif aussi peu électif que l'hématoxyline ne suffit pas à légitimer un pareil rapprochement ; tout ce que nous savons de l'appareil parabasal s'y oppose.

b) LA FORMATION DES KYSTES RÉSISTANTS OU SPORES. — Elle n'a été correctement interprétée que par ALEXEIEFF et ARAGÃO. Je l'ai observée à diverses reprises chez le Crapaud, le Triton palmé et le Gecko. A l'origine de ce processus, ALEXEIEFF place la fécondation. D'après sa note de 1911 *b*, elle se produirait par autogamie : fusion des deux noyaux d'un même kystoïde. Mais en 1917 *f*, il change d'avis : deux kystoïdes s'uniraient et leurs noyaux en se fusionnant donneraient le syncaryon. Cet acte sexuel n'a pas été observé sur le vivant, mais déduit de préparations fixées, son existence bien que vraisemblable n'est pas certaine. Toutes mes recherches, faites sur un matériel abondant et varié, ne m'ont fourni aucun résultat positif.

Les *Blastocystis* qui vont sporuler, grossissent considérablement et ne multiplient leurs noyaux que lorsqu'ils ont atteint une grande taille (20 à 30 μ). La division nucléaire ne me paraît pas différer de celle que nous avons décrite dans les kystoïdes ; les nuclei issus de scissions successives et très rapprochées se présentent groupés en un ou deux amas correspondant à l'unique ou aux deux noyaux qui les ont engendrés (fig. 116 et 117, pl. XII). La migration des noyaux-fils s'opère plus tard. Ils se répartissent dans le plasma à égale distance les uns des autres.

Un grand travail s'effectue dans tout le corps cellulaire ; la pellicule cytoplasmique s'accroît beaucoup au détriment de la masse interne dont le volume diminue de plus en plus et dont la substance est assimilée par le protoplasme périphérique (fig. 117, pl. XII). Dans le corps interne, on aperçoit alors des blocs jaunâtres qui correspondent à la partie solide (fig. 116, 117, pl. XII) ; j'ai l'impression très nette que toute

cette masse centrale se résorbe. Arrivé à ce stade, le *Blastocystis* se compose d'un protoplasme homogène contenant un nombre variable de noyaux (fig. 113, pl. XI) et atteint des tailles considérables (jusqu'à 80 μ de diamètre). Il se découpe alors en un nombre variable d'îlots plasmatiques, généralement plurinucléés, qui à leur tour se résolvent en éléments monoénergides, limités par une membrane transparente à double contour (fig. 114, pl. XI, fig. 115 et 118, pl. XII). La séparation en cellules à un noyau paraît se faire par étirement, avec sécrétion concomitante d'une enveloppe (fig. 119, pl. XII). Les kystes secondaires ou spores sont alors placés sur une, deux ou trois épaisseurs dans un plasma semi-fluide qui représente la partie non utilisée du corps maternel. Leur nombre varie beaucoup, j'en ai compté de quatre à trente-trois. Les noyaux se divisent indépendamment les uns des autres; il en résulte des nombres qui ne sont pas forcément des multiples de quatre.

Les spores sont libérées par déchirure de la membrane gélatineuse. Ce sont elles, sans doute, qui assurent la dissémination de l'espèce, les kystoïdes n'étant pas des éléments résistants.

La description précédente ne correspond pas à celle d'ALEXEIEFF. D'après cet auteur (1911 a), la formation des kystes secondaires se fait par un bourgeonnement multiple. La pellicule cytoplasmique se hérisse de saillies qui s'isolent en emportant chacune un noyau. Elle seule intervient activement, le corps interne joue seulement un rôle analogue à celui du pseudo-kyste de certaines Grégarines. La membrane du kystoïde maternel participe à l'élaboration de la membrane des spores. Ces observations, sauf la dernière, ne paraissent pas niables, mais on peut se demander si elles sont bien normales et elles n'expliquent d'ailleurs pas la destinée du corps interne.

Pour ma part, dans de grands kystoïdes pris chez le Gecko, j'ai assisté à la formation de spores suivant un mode qui rappelle assez celui décrit par l'auteur russe. La pellicule cytoplasmique s'accroît très peu, multiplie ses noyaux et forme une saillie au niveau de chacun d'eux (fig. 110, 111, 112, pl. XI). Ces saillies s'arrondissent et, s'isolant, donnent des spores typiques. Les faits rapportés par ARAGÃO, d'une façon un peu vague, semblent bien concorder avec notre description du phénomène.

Nos observations d'ailleurs ne contredisent pas formellement celles d'ALEXEIEFF. La marche du processus dépend du nombre des noyaux et de la taille des éléments. Si les nuclei sont nombreux, tout le corps

interne se résorbe pour édifier de nouveau plasma. Dans le cas contraire, on retrouve un reliquat dont l'importance varie suivant les individus.

La membrane du kystoïde maternel ne participe pas à la formation de celle des spores.

c) STRUCTURE DE LA SPORE. — Généralement les spores de forme sphérique, mesurent 4 à 5 μ de diamètre, mais j'en ai trouvé dépassant 7 μ ; d'une façon générale celles qui proviennent des Tritons sont les plus grandes. Le plasma très dense contient de nombreuses granulations chromatiques souvent couplées par deux. Au centre de beaucoup de spores, on voit une vacuole incolore ; le noyau occupe une position excentrique. La membrane très épaisse est transparente, elle m'a paru fort résistante. Je n'ai pas observé de pore germinatif dans ces formations (fig. 120, pl. XII).

À côté des spores uninucléées, il n'est point rare de rencontrer des éléments de même structure, mais pas toujours sphériques, contenant deux ou trois noyaux. Ils résultent d'une irrégularité de la fragmentation des kystoïdes maternels. Ils ont été vus par PROWAZEK (1912) et ALEXEIEFF (1917 f).

d) DESTINÉE DES SPORES. — J'ai eu l'occasion de trouver, dans le rectum d'un Crapaud, d'incontestables spores qui présentaient des modifications de forme (allongement) et possédaient en général deux ou trois noyaux (fig. 121, pl. XII). J'incline à croire qu'il s'agissait d'éléments ingérés depuis peu et en train de se transformer directement en individus végétatifs ou kystoïdes. Je n'ai point observé de germination avec déhiscence.

5. — Affinités et position systématique.

Comme on l'a lu plus haut, ALEXEIEFF (1911 b, 1917 f), après DOBELL (1908), soutient que les *Blastocystis* sont de nature végétale et s'apparentent aux Levures, en particulier au *Schizosaccharomyces octosporus*. Il les réunit aux *Dermocystidium* pour en faire la famille des *Blastocystidées*.

Les caractères communs à ces divers Protophytes seraient : l'existence d'une membrane capable d'engendrer une capule mucilagineuse et de mitochondries élaborant des substances de réserve, l'analogie des structures nucléaires, la formation d'ascospores et de cellules durables, riches en graisse et en glycogène.

Que valent ces rapprochements ? La capsule mucilagineuse, constante chez le *Blastocystis*, n'apparaît qu'exceptionnellement chez les

Levures. Néanmoins le *Saccharomyces tumefaciens* et le *Cryptococcus Gilchristi* peuvent en sécréter une fort épaisse.

Le plasma des Saccharomycètes contient un riche chondriome qui a été démontré par GUILLIERMOND (1915). Il se présente sous la forme de mitochondries granuleuses ou de chondriocotes ; il ne peut être assimilé aux « chromidies » résistantes, éparses dans la pellicule périphérique des Blastocystes. Notons, en outre, que GUILLIERMOND (1921) a montré qu'on ne peut constater aucune relation entre le chondriome et les granulations glycogéniques qui semblent naître dans le cytoplasme et non dans les chondriosomes.

Entre le noyau des Levures et celui des *Blastocystis*, on relève bien des ressemblances, mais elles ne sont vraiment pas typiques. Les nuclei de certains Saccharomycètes étudiés par GUILLIERMOND (1904) contiennent un unique granule chromatique ressemblant à un nucléole (chromoblaste) et cette structure rappelle de loin celle que l'on observe dans les microsphères.

La formation des spores, chez les *Blastocystis*, peut être comparée à celle des Saccharomycètes, précédée ou non de copulation. Le grand kystoïde s'homologuerait à l'asque, le kyste secondaire à l'ascospore. Les variations du nombre des ascospores chez le Blastocyste n'a point d'importance ; il en va de même pour beaucoup de Levures. Par les recherches de GUILLIERMOND sur le *Schizosaccharomyces octosporus*, on sait que le noyau de l'asque se divise non par simple étirement mais par mitose ; nous n'avons rien observé de semblable pour le *Blastocystis enterocola* en voie de sporulation.

Les cellules durables qui se forment dans certaines cultures de Levures ne me paraissent pas comparables aux sphères plurinucléées, à paroi résistante données parfois par les Blastocystes. Je tends plutôt à voir dans ces dernières de simples éléments à plusieurs noyaux provenant d'un découpage irrégulier du kystoïde maternel.

En résumé, les *Blastocystis* offrent quelque ressemblance avec les Saccharomycètes (capsule mucilagineuse, noyau, sporulation), mais en diffèrent sur de nombreux points (mitochondries, corps interne, multiplication).

Il nous reste à examiner les rapports existant entre les microsphères et les *Dermocystidium* parasites de la peau des Batraciens ou des branchies des Poissons.

Certains des stades décrits par PÉREZ (1907-1913), revus par LÉGER (1914) et DUNKERLY (1914), ont une incontestable analogie avec nos

microsphères ; les grands kystes dermiques des Tritons sont bourrés d'éléments qui contiennent une grosse vacuole entourée d'une pellicule cytoplasmique renfermant le noyau. On peut les comparer aux kystoïdes pleins de kystes secondaires. A propos des rapports relevés par ALEXEIEFF entre *Blascocystis* et *Dermocystidium*, LÉGER écrit : « Ce rapprochement, malgré une certaine similitude d'aspect dans les préparations fixées et colorées, me paraît bien problématique en raison du mode de sporulation et des caractères *in vivo* fort différents chez ces deux organismes que j'ai pu comparer plusieurs fois à l'état frais. » Mais il est vraisemblable que LÉGER n'a vu que les stades végétatifs du *Blastocystis* et non la sporulation, la restriction perd ainsi beaucoup de sa portée.

P. de BEAUCHAMP (1914) précise la position systématique des *Dermocystidium* qui peuvent engendrer des zoospores uniflagellées ; ce caractère en fait des Chytridinées incontestables¹.

L'embarras pour classer les *Blastocystis* devient alors extrême ; doit-on les rapprocher des *Dermocystidium* ou des Saccharomycètes ? Ces deux groupes n'ayant pas de points communs, il faut donc opter pour l'un ou pour l'autre et dans l'état actuel de nos connaissances le choix reste difficile. Les affinités des Blastocystes avec les Levures me paraissant moins problématiques, je les placerai au voisinage de ces Protophytes, mais sans les y incorporer et en faisant les plus expresses réserves. La famille des Blastocystidées doit alors être amputée du genre *Dermocystidium*.

CHAPITRE IV

Le genre TETRAMASTIX ALEXEIEFF 1916

Monocercomonas p. p. DOBELL (1909 b). — *Polymastix* p. p. O. SWEZY (1916 a). — *Tetramitus* p. p. K. BELAR (1916). — *Protetramitus* CHALMERS et PEKKOLA 1918 b).

1. — Historique.

DOBELL, en 1909, décrit sous le nom de *Monocercomonas bufonis* un Tétramitidé à quatre flagelles égaux trouvé dans le rectum de deux

1. Tous les faits décrits par P. DE BEAUCHAMP ont été revus par mon ami H. HARANT sur des *Molge palmata* des environs de Montpellier. J'ai pu, grâce à son obligeance, observer en toute netteté la formation des zoospores.

Crapauds. Prenant en considération le parasitisme de cette espèce DOBELL ne l'incorpora pas au genre *Tetramitus* qui se compose uniquement de formes libres. ALEXEIEFF (1911 c) a fourni d'intéressants renseignements sur la structure de ce Flagellé. En 1916, O. SWEZY consacre un mémoire aux genres *Polymastix* et *Monocercomonas* ; elle y étudie tout particulièrement une espèce qu'elle identifie au *M. bufonis* de DOBELL et rapporte au genre *Polymastix*. K. BELAR (1916), à propos de *Monocercomonas orthopterorum* (PARISI), parle incidemment du *M. bufonis* et en fait un *Tetramitus*. La même année, ALEXEIEFF, dans une note de cytologie, appelle *Tetramastix* le Flagellé de DOBELL, mais n'indique ni les raisons de ce changement de nom, ni la diagnose de ce nouveau genre. Enfin en 1918, CHALMERS et PEKKOLA créent le genre *Protetramitus* pour un Flagellé rectal de *Testudo calcarata* et y incorporent le parasite des Crapauds.

2. — Diagnose

Tétramitidés parasites à quatre flagelles ; blépharoplaste uni au centrosome (c) par un rhizoplaste toujours en contact avec le noyau (N).

Appareil parabasal (Pb) bien développé. Le ou les blépharoplastes donnent insertion à un organe comparable à un paracentrosome (?). Pas d'axostyle. Cuticule épaisse, passablement rigide s'opposant à la métabolie. Pas de bouche, nutrition osmotique (fig. XXVIII).

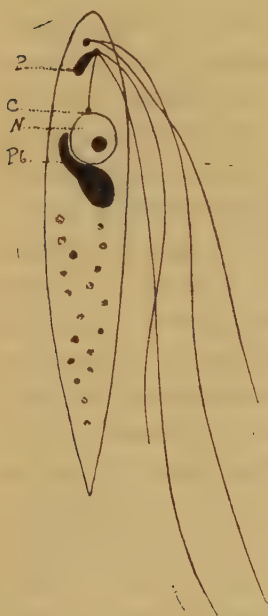


FIG. XXVIII. Diagramme de *Tetramastix bufonis*. C, centrosome; N, noyau; P, paracentrosome (?); Pb., appareil parabasal.

3. — Etude monographique du *T. bufonis*

Tetramastix bufonis (DOBELL, 1909) ALEXEIEFF (1916 b). — *Monocercomonas bufonis* DOBELL (1909). — *Tetramitus bufonis* (DOB.) K. BELAR (1916). — *Protetramitus bufonis* (DOB.) CHALMERS et PEKKOLA (1918).

a) HABITAT. — J'ai rencontré cette espèce en abondance dans le rectum du Crapaud vulgaire (cf. DOBELL), du Pélodyte (*Pelodytes punctatus*), du Sonneur à pieds épais (*Bombinator pachypus*), de l'Euprocte (*Molge aspera*), du Triton palmé (*M. palmata*) adultes et dans l'intestin des têtards de l'*Alytes obstetricans*. ALE-

XEIEFF l'a signalé, en outre, chez l'*Axotl* et les têtards de Grenouille. Les *M. palmata* des environs de Montpellier sont presque toujours infestés massivement ; ils m'ont fourni un matériel excellent. Je n'ai pu noter aucune différence morphologique entre les *Tetramastix* pris dans tel ou tel Batracien. Cette espèce ne paraît pas avoir d'exigence pour un hôte déterminé.

b) LOCOMOTION. — La nage de ce Flagellé est assez caractéristique ; les quatre flagelles se dirigent vers l'arrière et se tiennent tous sur le même côté du corps. Ils ne s'unissent pas en faisceau et battent de haut en bas et de bas en haut, décrivant un arc rarement supérieur à 90° ; c'est-à-dire qu'aux points extrêmes de leur course, ils se trouvent parallèles ou perpendiculaires (approximativement) à l'axe du corps. Les individus longs et plats se tordent sur eux-mêmes, décrivant une demi-spire ou une spire complète toujours senestre (fig. XXIX c).

c) MORPHOLOGIE. — *Tetramastix bufonis* mesure de 12 à 16 μ de long sur 2 à 6 μ de large. Sa forme générale varie peu, les deux extrémités peuvent être acuminées, mais le plus souvent l'antérieure s'arrondit tandis que la postérieure se termine en une pointe courte, parfois très aiguë. Le périplaste qui limite le corps est relativement épais et constitue une sorte de cuticule. Je ne l'ai jamais vu strié.

Les flagelles, indiqués comme égaux entre eux par DOBELL, sont en réalité inégaux, sur ce point je suis d'accord avec ALEXEIEFF. Chez certains *Tetramastix*, l'inégalité de longueur entre les divers fouets est si accusée que l'on peut se demander s'il ne s'agit pas d'individus provenant d'une division récente. La poussée-flagellaire ne serait pas encore achevée, et le fait de trouver toujours un flagelle long associé à un flagelle court (fig. 122, pl. XIII) donne plus de poids à cette opinion. Les grains blépharoplastiques, situés profondément dans le plasma, varient en nombre. On en compte généralement deux, chacun donnant insertion à une paire de flagelles (fig. 122, 127, 128, pl. XIII) ; parfois quatre avec un flagelle partant de chaque grain (fig. 133, pl. XIII), dans ce cas, ils peuvent s'unir deux à deux par des desmosomes. Il est rare de trouver un seul blépharoplaste (fig. 130 et 136, pl. XII). Cette variation de nombre est peut-être en rapport avec un état de prédivision et nous verrons aussi qu'au cours de la reproduction l'appareil blépharoplastique jouit d'une grande indépendance vis-vis du centrosome.

De l'un des blépharoplastes, part un rhizoplaste rigide qui aboutit

à un grain très vivement sidérophile, situé en un point quelconque de la surface du noyau. Ce grain tient, durant la division, un rôle qui nous autorise à le considérer comme un vrai centrosome. Il se présente soit comme une petite sphère, soit comme une calotte plus ou moins déprimée coiffant ou flanquant le noyau (fig. 123, 131, 132, 138, pl. XIII). SWEZY a vu le rhizoplaste dans son espèce américaine, mais ne parle pas du centrosome. Dans *T. bufonis*, il apparaît en toute netteté sur les préparations bien réussies.

En arrière du noyau, on voit une masse chromatique de taille et de forme variables. DOBELL ne la mentionne pas ; ALEXEIEFF (1909 c) par contre, qui l'a décrite et représentée, l'homologue au « pseudochromidium » qu'avait découvert PROWAZEK dans *Proteromonas lacertae*. JANICKI (1915), d'après les données d'ALEXEIEFF, l'assimile à l'appareil parabasal. SWEZY (1916) émet la même opinion que confirment toutes nos observations. Cet appareil jouit vis-à-vis de l'acide acétique d'une résistance assez forte ; ainsi après fixation aux liquides de Bouin-Duboscq ou de Schaudinn, il n'est pas gravement altéré et se colore par l'hématoxyline ferrique. Il apparaît alors comme une masse homogène appliquée, presque toujours, contre le pôle postérieur du noyau (fig. 123, 126, 127, 128, pl. XIII). Tantôt, c'est un bloc à contour régulier ; tantôt, une sphère, tantôt un boudin enroulé sur lui-même. Sous ce dernier aspect, il est tout à fait comparable à l'appareil parabasal de *Proteromonas*. Quelquefois, les tours de la spire décrite par le boudin sont si serrés que l'organite semble être d'un seul bloc (fig. 127, pl. XIII) et l'on s'explique qu'une telle disposition ait pu passer inaperçue. De l'extrémité postérieure de l'appareil, se détachent des fragments qui tombent dans le plasma et se colorent autrement que le reste de la masse.

Quelles sont les connexions de l'appareil parabasal ? SWEZY dans son espèce américaine le fait insérer sur le blépharoplaste, j'ai pu observer un tel dispositif dans *Tetramastix bufonis*, mais je l'ai rarement vu en toute netteté. Néanmoins, il est indubitable ; la figure 122, planche XIII en fait foi. Le filament parabasal vient s'attacher à l'un des blépharoplastes d'où partent deux flagelles. Il est bien possible que l'organite puisse prendre insertion sur le centrosome comme j'ai eu déjà l'occasion de l'écrire à propos de *Proteromonas*. La figure 125, planche XIII représente un de ces aspects qui donnent quelque vraisemblance à notre hypothèse ; on voit un appareil contourné qui paraît bien s'attacher au centrosome. Mais il me semble que, très souvent, aucun lien ne rattache l'organite soit

au blépharoplaste, soit au centrosome. L'observation de la division confirme cette manière de penser.

La description précédente n'est valable que pour les individus fixés avec un mélange acétique. Sur les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique, après exposition aux vapeurs osmiques ou immersion dans le Flemming léger, et fortement différenciées, on obtient des images différentes de celles qui ont été données jusqu'ici. J'ai fait allusion à la structure exacte de cet appareil parabasal dans une note préliminaire (1925 c). Les deux substances que des travaux antérieurs (DUBOSCQ et GRASSÉ, 1924-1925) ont fait connaître se retrouvent ici très nettement.

L'appareil se compose d'une partie chromatique et d'une bande ou simple rebord de substance chromophobe ; quand il se présente sous cet aspect (fig. 124, pl. XIII), il rappelle le type fondamental que nous retrouverons chez tant d'autres Tétramitidés. Mais il ne conserve pas toujours cette structure simple. La substance chromophile se fragmente en corpuscules irréguliers placés, le plus souvent, à la périphérie de la partie chromophobe qui affecte la forme d'une gouttelette ou d'un petit boudin. Les corpuscules varient beaucoup, tant dans leur nombre que dans leur forme ; parfois, ce sont des bâtonnets arqués s'appliquant étroitement contre la substance chromophobe (fig. 133, 134, pl. XIII) ou bien des blocs hérissant le pourtour de la partie centrale incolore (fig. 130, 132, 135, pl. XIII). Quelquefois, ils se répartissent en deux groupes opposés qui simulent un noyau en division (fig. 139, pl. XIII) ; plus rarement on assiste à l'éparpillement, en tous sens, de la substance chromophile dans la substance chromophobe (fig. 129, pl. XIII). Il arrive aussi qu'une partie de l'appareil reste noire et homogène tandis que l'autre montre nettement sa dualité substantielle (fig. 131, pl. XIII).

Comment doit-on interpréter ces diverses structures ? Le morcellement est peut-être le résultat d'une activité physiologique intense. Je rappelle, en passant, que l'appareil parabasal des *Pyrsonympha* montre également une dissociation de ses parties qui s'appliquent, sous forme de granules ou de bâtonnets, contre le noyau (DUBOSCQ et GRASSÉ, 1925 c). Nous n'insisterons pas ici sur les analogies que l'on peut voir entre certains appareils parabasaux de *Tetramastix* et l'idiozome des cellules sexuelles de beaucoup de Métazoaires. Cette question sera discutée dans un chapitre spécial.

Un examen, tant soit peu attentif, permet de reconnaître que l'appareil parabasal ne reste pas inactif chez le *T. bufonis*. ALEXEIEFF s'en était bien rendu compte et attribuait à l'organite un rôle considérable dans le métabolisme du Flagellé. Dans beaucoup d'individus, une partie de l'appareil se détache de la masse principale en formant une petite larme (fig. 124, 125, 137, 140, pl. XIII). ALEXEIEFF interprétait ce phénomène comme un bourgeonnement ; grâce à la limpidité de certaines de nos préparations, nous avons pu suivre le détail du processus. Les gouttelettes qui sourdent de l'organite sont uniquement formées de substance chromophobe qui paraît très visqueuse ; elles s'écoulent lentement et tombent dans le cytoplasme. Le plasma des *Tetramastix* contient des enclaves vacuolaires, très réfringentes sur le vivant, et parfois si abondantes qu'elles remplissent les deux tiers postérieurs du Protiste. Toutes ces enclaves tirent-elles leur origine de l'appareil parabasal ? ALEXEIEFF l'admet ; pour ma part, je suis beaucoup plus réservé. Tout de suite, je ferai remarquer que sur les préparations fixées, elles ne se colorent pas comme l'appareil parabasal, ni même comme les parcelles qui s'en détachent. Cet argument manque de force ; en effet, on conçoit très bien que les produits rejetés n'aient plus les propriétés de l'élément qui les engendrent. D'autre part, leur modification substantielle pourrait s'opérer par le jeu d'échanges avec le plasma ambiant et masquer ainsi leur véritable origine. Ces enclaves manifestent une éosinophilie intense ; le plus souvent, les vacuoles des *Polymastix* jouissent de propriétés analogues, mais ne proviennent point de l'appareil parabasal qui ne paraît rejeter ni vésicules, ni granules.

SWEZY a observé ces vacuoles dans son espèce américaine. Ayant trouvé dans certaines d'entre elles une petite masse centrale, elle a supposé qu'il s'agissait de vacuoles alimentaires. Si cela est vrai pour cette espèce, mais j'en doute, il n'en est pas de même pour notre *Tetramastix* qui n'ingère aucune proie et se nourrit exclusivement par osmose.

L'emploi des colorants vitaux nous a fourni quelques données intéressantes. Le vert Janus dilué au 1/30.000^e dans une solution de chlorure de sodium à 8 p. 1.000 colore en vert épinard, au bout de deux à trois heures (quelquefois plus vite), la plupart des vacuoles situées en arrière de l'appareil parabasal qui, lui-même, prend, dans quelques cas, une teinte vert pâle (fig. XXIX). Je ne pense pas que ces vacuoles représentent la sécrétion du parabasal, elles me paraissent plutôt correspondre aux sphérules éosinophiles. Si l'on accepte l'électivité du vert Janus pour

le chondriome, on peut les assimiler à des mitochondries plus ou moins évoluées.

Le rouge neutre colore ces sphérules, mais avec difficulté et en solutions relativement concentrées (1/1.000^e ou 1/2.000^e) qui sont très toxiques pour les Flagellés. A mon avis, les produits rejetés par le parabasal se dissolvent dans le plasma et sont sans rapport avec les sphérules éosinophiles colorées par le vert Janus.

Les blépharoplastes servent de point d'attache à un autre organe dont l'interprétation ne laisse pas d'être embarrassante. Il se présente

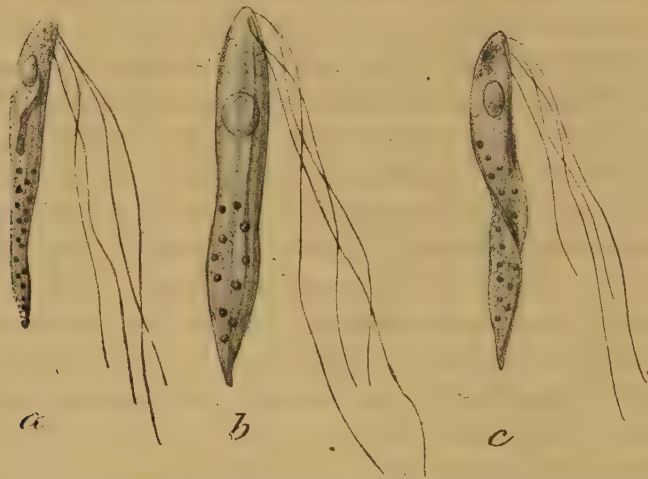


FIG. XXIX. *Tetramastix bufonis* colorés *in vivo* par le vert Janus B. au 1/30.000^e.

soit comme un bâtonnet droit ou arqué (fig. 124, 126, pl. XIII), soit comme une masse géminée (fig. 125, pl. XIII). Dans quelques *Tetramastix*, on en trouve deux (fig. 123, pl. XIII). Le plus souvent, il se montre homogène et uniformément coloré en noir par l'hématoxyline ; parfois il apparaît comme une vacuole à paroi sidérophile (fig. 149, pl. XIII) ; plus rarement, il porte une minuscule vésicule grisâtre (fig. 123 et 127, pl. XIII). Il se divise, au cours de la mitose, ainsi qu'en font foi plusieurs images (fig. 147, 148, 149, pl. XIII) ; il s'étire en un haltère dont les sphères restent unies longtemps par une barre chromatique. Il persiste dans les kystes. Tout fait croire à sa permanence. La fixation au liquide de Flemming ou aux vapeurs osmiques favorise sa conservation et sa coloration.

A quel élément connu des autres Flagellés peut-on le comparer ? Ne serait-il pas l'homologue du paracentrosome annulaire de *Proteromonas* ? Il possède une situation analogue par rapport au système basi-

laire et un comportement similaire au cours de la division et de l'enkystement ; mais il résiste beaucoup moins à l'action dissolvante de l'acide acétique. Une autre hypothèse s'offre à nous avec autant de vraisemblance ; l'appareil parabasal se romprait à une faible distance de son point d'attache ; la partie distale constituant l'appareil parabasal proprement dit et reconnu comme tel par les auteurs, la partie proximale donnant l'organite énigmatique.

Le noyau de forme sphérique ou ovulaire est limité par une fine membrane bien nette. Toute sa chromatine se condense en une masse centrale ou excentrique (fig. 125, 127, pl. XIII) qui n'est pas l'exact équivalent du caryosome des *Bodo*, nous l'apprendrons par l'étude de la mitose. La caryolympe qui entoure le corps central est faiblement chromatique. Après la fixation aux vapeurs osmiques, telle que nous l'avons décrite, la coloration nucléaire est malaisée ; le noyau apparaît comme une masse homogène à peine teintée en gris par l'hématoxyline.

d) LA DIVISION. — La division de *Tetramastix bufonis* n'a pas été décrite. ALEXEIEFF s'est contenté d'en figurer deux stades et aucun commentaire n'accompagne ses dessins. O. SWEZY a suivi celle de son espèce américaine. Il me paraît intéressant d'indiquer la marche du phénomène et d'en souligner les particularités.

Chez *Tetramastix bufonis*, la séparation des grains basaux en deux paires ou en quatre éléments s'effectue indépendamment du processus reproducteur. Les individus en cours de multiplication montrent le plus souvent deux blépharoplastes, tandis que d'autres au repos en possèdent quatre. L'état du système blépharoplastique ne permet pas chez notre Protozoaire de prédire l'imminence de la division.

D'importantes modifications structurales marquent la prophase ; elles ont échappé à O. SWEZY. La masse centrale du noyau (caryosome des auteurs) s'émiette tout entier en granules qui émigrent sous la membrane nucléaire. Plusieurs d'entre eux restent attachés à un grain central par des filaments très ténus (fig. 142, pl. XIII). La pulvérisation de la chromatine se poursuivant, il se forme alors un réseau très délicat qu'aucun trait spécial ne différencie de celui d'un noyau de Métazoaire en prophase. De telles structures sont rares chez les Flagellés ; néanmoins KOFOID et SWEZY (1915) en ont décrit d'analogues chez *Trichomonas muris* et *angusta*, mais moins nettement dans cette dernière espèce. Je n'ai pas observé le spirème. A un stade plus avancé, on voit des granules arrondis que je prends pour des chromosomes. Ils se placent dans le plan équa-

torial du noyau qui s'est allongé transversalement, puis ils se séparent en deux groupes de 4 à 6 éléments (fig. 141, 143, pl. XIII). Etant donnée la petitesse de l'objet, il est bien difficile de préciser leur nombre ; j'incline néanmoins à accepter le chiffre de six chromosomes comme représentant le stock chromatique spécifique. Un tractus sidérophile persiste pendant quelque temps entre les deux groupes dont les composants se fusionnent, formant ainsi deux masses à contours irréguliers (fig. 144, pl. XIII). Sur le plan équatorial, on aperçoit parfois une ligne chromatique discontinue qui a, sans doute, la valeur d'un reste fusorial. A ce stade, le noyau ressemble à un haltère dont les sphères seraient représentées par les masses chromatiques et la barre par la partie moyenne du corps nucléaire très étiré (fig. 145, 148, 149, pl. XIII). D'après O. SWEZY, les noyaux-fils s'entoureraient d'une nouvelle membrane, apparaissant sous celle de l'organite maternel. Je n'ai rien observé de semblable chez *T. bufonis* ; un simple étranglement transversal assure la séparation des deux nouveaux noyaux.

Le grain chromatique qui s'applique contre le noyau se comporte à la manière d'un centrosome. Il se divise et chacune de ses moitiés reste attachée par un rhizoplaste aux grains flagellaires correspondants (fig. 145 pl. XIII) (cf. *Proteromonas*). C'est un centrosome peu dynamique qui polarise la cellule faiblement ; pourtant, nous avons repéré divers individus dans lesquels chacune de ses moitiés, au voisinage immédiat des pôles de la figure mitotique, apparaît comme un incontestable centre d'attraction. C'était le cas pour la fig. 141, pl. XIII, mais nous avons omis de les représenter. Tant qu'aux blépharoplastes, ils ne jouent aucun rôle directeur ; une desmose les tient unis jusqu'à un stade avancé (fig. 141, pl. XIII).

L'appareil parabasal participe à la division. Toujours en arrière du noyau, il s'allonge dans le sens transversal ; la substance chromophile se replie aux extrémités de façon à englober plus ou moins complètement la substance chromophobe alors peu abondante (fig. 141, pl. XIII). Puis, dans la plupart des cas, elle se condense aux extrémités de l'appareil qui affecte, à son tour, la forme d'un haltère. La partie intermédiaire est chromophobe, mais néanmoins prend une teinte gris foncé par l'hématoxyline (fig. 144, 149, pl. XIII). La scissure cytoplasmique achèvera de séparer les deux organites-fils qu'un tractus maintenait unis (fig. 146, pl. XIII). Il y a quelques variantes à ce mode fondamental. J'en signalerai une particulièrement fréquente ; substances chromophile et chromo-

phobe s'étirant également, une constriction transversale coupe en deux l'appareil parabasal. Au cours de la division, malgré une observation minutieuse, je n'ai relevé aucune connexion entre cet organite et les autres parties de la cellule.

Le paracentrosome (?), appendu aux blépharoplastes, se divise aussi et très simplement. Il s'étire, puis la desmose qui unit ses deux moitiés se coupe transversalement (fig. 147, 148, 149, pl. XIII).

Lorsque la division des organites internes est achevée ou sur le point de l'être, une échancrure apparaît à l'extrémité antérieure de l'animal,

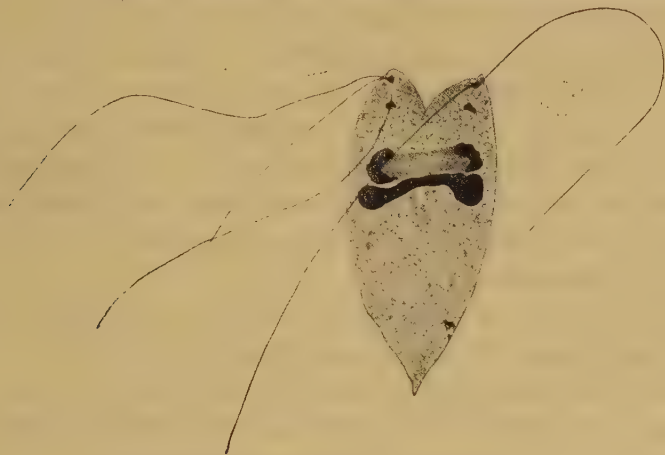


FIG. XXX. *Tetramastix bufonis* en télophase Fl. H.

et progressant d'avant en arrière sépare les deux individus-fils (fig. xxx et fig. 146, pl. XIII).

La mitose de ce Tétramitidé est une véritable mésomitose, au sens de CHATTON, mais à centrioles extranucléaires. Les vrais *Monocercomonas* se reproduisent par promitose. Il importe de noter cette différence qui servira à préciser la position systématique de *Tetramastix*.

e) L'ENKYSTEMENT. — Les kystes de *T. bufonis* ont déjà été vus par ALEXEIEFF. Je les ai trouvés assez fréquemment. Les individus qui vont s'enkyster possèdent un cytoplasme sans enclaves trophiques ; puis s'arrondissent, perdent leurs flagelles et sécrètent autour d'eux une membrane quelquefois très épaisse (fig. 151, pl. XIII). Le noyau conserve l'aspect normal qu'il montre au repos ; il est flanqué de l'appareil parabasal qui persiste et porte une fissure longitudinale (fig. 150, 152, 153, pl. XIII). On voit dans les kystes, surtout après emploi de la méthode aux vapeurs osmiques, le paracentrosome ; sa permanence laisse supposer

qu'il exerce un rôle physiologique. Beaucoup de *Molge palmata* contiennent à la fois, dans leur rectum, des kystes, des individus végétatifs, des individus en division. Nous ferons la même remarque pour quelques autres espèces. Les kystes sont expulsés avec les excréments en même temps que des formes flagellées.

f) AFFINITÉS ET POSITION SYSTÉMATIQUE. — Les données morphologiques précédentes permettent de préciser la place très discutée que doit occuper le genre *Tetramastix* parmi les Tétramitidés.

Tetramastix n'est pas un *Monocercomonas*. — Il ne possède pas d'axostyle ; son appareil parabasal résiste à l'acide acétique, sa division nucléaire est une mésomitose et non une promitose, sa cuticule épaisse s'oppose à toute métabolie et à toute phagocytose. Mais on comprend fort bien qu'en 1909, DOBELL ne possédait pas les données suffisantes pour la création d'un nouveau genre, et que les *Monocercomonas*, très mal définis alors, étaient les Flagellés ressemblant le plus à l'espèce parasite des Batraciens.

Tetramastix n'est pas un *Tetramitus*. — L'absence d'axostyle dans les deux genres, contrairement à l'opinion de K. BELAR, ne prouve rien. Les *Tetramitus* mènent tous une vie libre, possèdent un cytostome nettement différencié et se nourrissent de microbes. Leur cytologie, très imparfaitement connue, malgré le travail récent de GOODEY (1916) n'autorise aucune comparaison valable.

Je dirai plus ; les observations de BUNTING (1920), et surtout celles de MASSART (1920), montrent que les *Tetramitus* peuvent devenir complètement amoeboïdes après perte des flagelles, et se nourrissent alors comme de vraies Amibes par capture de proies (Bactéries) à l'aide de pseudopodes. Nous ne trouvons rien de ce comportement chez *Tetramastix*.

Tetramastix n'est pas davantage un *Copromastix*. — Ce genre paraît d'ailleurs être des plus douteux ; les deux espèces qui le composent *C. Prowazeki* ARAGÃO et *C. aragaoi* YAKIMOFF ne diffèrent pas morphologiquement des *Tetramitus*. Toutefois, du grain basal de *C. Prowazeki* part une sorte de rhizoplaste qui manque chez les *Tetramitus*. Notons aussi qu'ARAGÃO attribue aux *Copromastix* une nutrition par osmose.

Tetramastix ne peut être considéré comme un *Polymastix*. — Je n'aurais pas eu l'idée d'un pareil rapprochement si O. SWEZY ayant observé un Flagellé très analogue à celui de DOBELL, mais enve-

loppé d'une cuticule striée, ne s'était cru autorisée, par la simple considération de ce caractère, à l'incorporer parmi les *Polymastix*. Je montrerai plus loin, que les rides cuticulaires de ces derniers sont des Bactéries. On conviendra alors que la présence de quatre flagelles dans les deux genres ne suffit pas à les mettre en synonymie.

De ce qui précède, il résulte qu'il est judicieux de placer à part cet intéressant parasite des Batraciens. ALEXEIEFF l'a bien compris puisqu'il créa le nom de *Tetramastix*, mais il ne s'est jamais expliqué sur ce point.

Il nous reste maintenant à montrer les affinités réelles de *T. bufonis*. Il s'agit bien d'un véritable Tétramitidé, mais il rappelle par plus d'un trait *Proteromonas lacertae*. ALEXEIEFF puis K. BELAR firent allusion à cette ressemblance, dans laquelle le second de ces protistologues vit une indication sur la descendance possible des Tétramitidés à partir des Bodoninés. Les systèmes basilaires (centrosomes, rhizoplastes, blépharoplastes) présentent les plus grandes analogies ; les différences les plus importantes résident dans le nombre des flagelles (deux et quatre) et dans les formes des paracentrosomes. Les appareils parabasaux occupent des positions semblables et possèdent des propriétés communes (résistance relative à l'acide acétique, chromophilie intense). La division binaire s'accomplit dans l'un et l'autre genre suivant des modes assez analogues.

4. — Autres espèces.

Tetramastix Swezyi GRASSÉ

Polymastix bufonis (DOBELL) SWEZY (1916 a).

Nous créons cette nouvelle espèce, assez douteuse, pour le Flagellé trouvé par O. SWEZY dans l'intestin de divers Batraciens américains (*Diemyctylus torosus*, *Batrachoseps attenuatus* et *Rana pipiens*) et confondu par elle avec *T. bufonis*. On reconnaîtra *T. Swezyi* à sa cuticule striée obliquement et à son système blépharoplastique presque toujours réduit à un seul grain.

Tetramastix testudinis (CHALMERS et PEKKOLA 1918 b)

Protetramitus testudinis CH. and PEK. (1918 b).

Avec quelque hésitation, je place ici le Flagellé découvert par CHALMERS et PEKKOLA dans le gros intestin d'une Tortue (*Testudo calcarata*).

La description et les figures données par ces auteurs ne permettent pas d'être affirmatif. Néanmoins, comme eux-mêmes incorporent le *Monocercomonas* de DOBELL dans leur genre *Protetramitus* qu'ils avaient créé pour le parasite de la Tortue, il n'est point téméraire de voir dans celui-ci un représentant des *Tetramastix*.

Il mesure de 6 à 11 μ et possède quatre flagelles antérieurs inégaux. L'appareil parabasal n'a pas été observé.

CHAPITRE V

Le genre MONOCERCOMONAS GRASSI 1879

Ce genre fut créé par GRASSI, en 1879 *a*, pour désigner un ensemble de Flagellés très dissemblables. Il le décomposait en quatre sous-genres : *Monocercomonas*, *Trichomonas*, *Retortamonas* et *Schedoacercomonas*.

Comme le dit judicieusement STILES (1902) : « It is thus clear that the type of *Monocercomonas* can best be determined by selecting one of the species of the subgenus *Monocercomonas*. »

Voici les espèces de ce sous-genre :

M. hominis = *Trichomonas hominis* DAVAINÉ, 1860.

M. caviae = *Trichomonas caviae* (GRASSI, 1879 *a*).

M. coronellae = *Monocercomonas colubrorum* (HAMMERSCHMIDT, 1844).

M. anatis = pro parte *Trichomonas anatis* (KOTLAN, 1923).

M. batrachorum = *Trichomonas batrachorum* (PERTY, 1852).

M. muris = *Trichomonas muris* (GRASSI, 1879 *a*).

M. lacertae-viridis = *Proteromonas lacertae-viridis* (GRASSI, 1879 *a*).

De lui-même, en 1881, GRASSI éliminait de ce sous-genre qu'il élève au rang de genre cinq espèces, n'y laissant que *M. hominis* et *M. coronellae*. Il y ajoutait (le troisième dans son texte) le *M. insectorum* formé par deux représentants du sous-genre *Schedoacercomonas* : *S. gryllo-talpae* et *S. melolonthae*.

Dans ces conditions, il est indubitable que *Monocercomonas coronellae* constitue l'espèce type, et ce aussi bien d'après la note de 1879 que d'après

le mémoire de 1881. Mais cette espèce doit être mise en synonymie avec le *Bodo colubrorum* HAMMERSCHMIDT 1884, qui est un incontestable *Eutrichomastix* [ce dernier genre créé par KOFOID et SWEZY (1915) pour remplacer le terme *Trichomastix* (BLOCHMANN, 1884) préoccupé par des Hyménoptères (VOLLENHOVEN, 1878)]. L'espèce type des *Monocercomonas* devrait donc s'appeler *Monocercomonas colubrorum* (HAMMERSCHMIDT, 1844), le genre *Eutrichomastix* disparaissant de la nomenclature.

Reste maintenant le *Monocercomonas* des Insectes; il n'y a aucun doute, le terme *Schedoacercomonas* doit être repris. Mais les choses se compliquent. Les *Schedoacercomonas* décrits par GRASSI sont les suivants :

$$\left. \begin{array}{l} S. \textit{gryllotalpae} \\ S. \textit{melolonthae} \end{array} \right\} = \textit{Monocercomonas insectorum} \text{ GRASSI, 1881.}$$

S. caviae = (?)

S. muscae-domesticae = *Herpetomonas muscae-domesticae* (STEIN, 1878)

L'espèce type devrait donc être *S. gryllotalpae*. Mes observations ne m'ont pas révélé chez la Courtilière l'existence de Flagellés à quatre fouets, mais celle d'une espèce à six flagelles qui appartient au genre *Hexamastix* ALEX. 1912; dans ces conditions, le nom *Schedoacercomonas gryllotalpae*, s'appliquant peut-être à un Flagellé différent du *S. melolonthae*, doit être rejeté. Par contre, s'il se confirmait que la Courtilière n'héberge pas de « *Monocercomonas* », *Schedoacercomonas gryllotalpae* deviendrait l'espèce type du genre *Hexamastix* qui tomberait en synonymie. De toute façon, il faudrait créer un nouveau nom pour le « *Monocercomonas* » des Insectes.

On voit à quelle complication conduit l'obéissance stricte aux lois de la priorité. A-t-on vraiment le droit de bouleverser, à ce point, la nomenclature pour satisfaire à une convention ? Pour ma part, je ne consens point à endosser une pareille responsabilité. Je me contente de montrer l'infraction à la règle et dans le cas présent j'estime que le remède serait pire que le mal ; je ne l'administrerai pas. Aussi, continuerai-je à appeler *Monocercomonas* les Flagellés désignés sous ce nom dans les manuels classiques.

1. — Historique.

Les travaux traitant des *Monocercomonas* sont peu nombreux. Après les publications de GRASSI (1879, 81, 88), il faut arriver au mémoire de JOLLOS (1911) pour trouver une contribution originale concernant ces

Flagellés. En 1912, C. HAMBURGER fournit quelques renseignements supplémentaires sur *M. cetoniae* ; la même année, D. MACKINNON et C. FRANÇA (1913) précisent la structure de *Monocercomonas melolonthae*. En 1916 a, O. SWEZY consacre quelques lignes d'historique à cette espèce et en donne trois figures. K. BELAR (1916) fait une étude poussée du *Monocercomonas* de la Blatte dont il décrit la division.

En somme, en dehors du travail de BELAR, aucune donnée précise n'a été fournie sur ce genre. La pénurie de renseignements s'explique par la difficulté technique à laquelle on se heurte dans l'étude de ces formes. Fixation et coloration sont d'une réussite délicate. Aucun autre Flagellé ne m'a donné autant de mal pour la coloration ; aussi, mes bonnes préparations ne sont pas nombreuses.

2. — Diagnose du genre.

Flagellés de petite taille, munis de quatre fouets inégaux insérés, par paire, sur deux blépharoplastes de l'un desquels part un axostyle filiforme, pas toujours saillant à l'extrémité postérieure. Un court rhizoplaste unit l'un des blépharoplastes au noyau. Appareil parabasal typique. Division par promitose. Corps nu à périplaste très mince. Nutrition par phagocytose de Bactéries et autres microorganismes. Dissémination par kystes. Parasites de l'intestin postérieur d'Insectes et de Myriapodes.

3. — Étude des espèces.

α. — *Monocercomonas melolonthae* (GRASSI 1879)

Schedoacercomonas melolonthae GRASSI (1879 a). — *Monocercomonas insectorum* p. parte GRASSI (1881). — *Monocercomonas cetoniae* JOLLOS (1911).

A cette liste de synonymes, peut-être faudrait-il ajouter le *Bodo melolonthae* de J. LEIDY (1856) dont voici la description : « Body spherical, diameter 0,0449 to 0112 mm. Tail simple about the length of the diameter of the body. Found in the intestine of *Melolonthae quercina* and *M. brunnea* ». Ce Flagellé n'a été revu par personne. Il est délicat d'en faire l'espèce type du genre *Monocercomonas*. Laissons aux naturalistes américains le soin de préciser ce point d'histoire protistologique.

JOLLOS créa l'espèce *cetoniae* en prenant prétexte de différences

constatées entre ses observations et la description de GRASSI. L'étude comparative de *M. cetoniae* et *M. melolonthae* m'a convaincu de leur identité spécifique ; il y a synonymie stricte.

HABITAT

Ce Flagellé vit dans la dilatation rectale des larves de Lamellicornes xylophages ou terrioles ; on l'a signalé dans celles du Hanneton (GRASSI, KUNSTLER), de l'*Oryctes nasicornis* (KUNSTLER, FRANÇA), de *Rhizotrogus* (KUNSTLER), de la Cétoine (STEIN, JOLLOS, HAMBURGER), de *Phyllognathus* (FRANÇA), de *Plethodon oregonensis* (O. SWEZY), de *Tipula* (D. MACKINNON). Je l'ai trouvé dans la plupart de ces hôtes et, en outre, dans les larves de *Dorcus parallelipipedus*, de *Lucanus cervus*, d'une Tipule (*Ctenophora elegans* MEIG). KUNSTLER a signalé, dans le tube digestif de l'Hydrophile adulte, un Flagellé que j'ai revu et qui, très probablement, appartient au genre *Monocercomonas*, mais je l'ai trop peu étudié pour le spécifier. Je signale encore la présence d'un *Monocercomonas* dans le tube digestif des larves du *Tribolium ferrugineum*, petit Coléoptère qui se nourrit de débris.

Les Iules et les Glomérides hébergent, dans leur intestin, une *Monocercomonade* dont j'ai négligé l'étude et qui est, sans doute, le *Bodo Juli* de LEIDY (1856).

LE TROPHOZOÏTE

a) Individus moyens et grands mesurant de 4 à 15 μ de long.

— On les rencontre, le plus souvent, en grande quantité. Toutes les larves de *Cetonia aurata* que j'ai examinées, étaient contaminées. Par contre, 40 p. 100 des larves de *Dorcus* en étaient dépourvues.

La nage du *M. melolonthae* est rapide et tremblotante ; à tout instant, l'animalcule change de direction. Il donne parfois l'impression de rouler sur lui-même. Les flagelles, après un court trajet en avant, se rebroussement vers l'arrière et peuvent s'appliquer contre le corps, à raison d'une paire par côté.

Le Protiste possède un aspect piriforme à contours réguliers et à extrémité antérieure arrondie. On trouve, aussi, des individus sphériques, mais en moins grand nombre. JOLLOS prétend que la forme du *Monocercomonas* dépend de la longueur et de l'élasticité de l'axostyle ainsi que de la tension et de la masse du plasma. Il en profite pour con-

firmen l'assertion de KOLTZOFF que la perte de la forme globulaire d'une cellule libre est liée à l'apparition d'un élément squelettique résistant. K. BELAR admet cette interprétation qui cependant appelle certaines réserves ; contentons-nous de remarquer que des Flagellés très allongés tels que *Proteromonas*, *Tetramastix*, *Herpetomonas*, etc., sont dépourvus totalement d'axe squelettique.

Les flagelles, au nombre de quatre, sont inégaux ; ils s'insèrent, par paire, sur deux grains basaux. Dans chaque paire, l'un d'eux est plus court que l'autre. FRANÇA a prétendu que chez certains individus l'insertion se fait à l'intérieur du noyau, sur le caryosome. Cela est inexact. Dans mes préparations, fort nombreuses, je n'ai rien vu de semblable. J'appelle tout particulièrement l'attention sur le fait que l'un des fouets atteint, dans quelque cas, une longueur très supérieure à celle des trois autres et traîne en arrière de l'animalcule qui a alors tout à fait l'allure d'un *Eutrichomastix* (fig. 158, pl. XIII). Aussi, GRASSI qui avait fait cette remarque confondait, dans un même genre, tous les Tétramitidés à flagelle traînant. Il est intéressant de rappeler sa définition de 1888 :

« *Monocercomonas*, quattro flagelli anteriori, tre diretti anteriormente ed uno piu lungo rovesciato all indietro e sopravanzante l'estremita posteriore del corpo : nessuno posteriore. » Pour lui, *Monocercomonas* GRASSI = *Trichomastix* BLOCHMANN. L'intérêt de ces constatations apparaîtra par la suite. Je n'ai pas observé de différences d'épaisseur entre les fouets.

Les grains blépharoplastiques, au nombre de deux, sont presque toujours placés très près du noyau, souvent même appliqués contre lui ; une desmose très nette les tient unis (fig. 158, 159, 165, etc., pl. XIII et XIV). J'ai noté bien des fois leur dimorphisme ; l'un en forme de petite sphère, l'autre en bâtonnet (fig. xxxi et fig. 157, pl. XIII). Ce dernier donne



FIG. XXXI. *Monocercomonas melolonthae* de *Cetonia aurata* avec blépharoplastes dissimilaires. Bo. H. E.

insertion à l'axostyle. De l'un des blépharoplastes part un rhizoplaste qui me paraît pénétrer dans le noyau et s'y terminer sur un granule chromatique, mais, les images telle que la figure 163, planche XIV sont rares. Le plus souvent, on voit seulement partir un fil vers le noyau. N'ayant pas suivi en détail la division de cette espèce, je ne peux préciser ni la nature, ni la signification de ce rhizoplaste.

L'axostyle manifeste une grande variabilité ; généralement il apparaît comme un fil sidérophile très fin, contourne plus ou moins le noyau et se dirige directement vers la région postérieure d'où il peut saillir à l'extérieur. Dans les individus globuleux, la saillie est limitée au point d'émergence (fig. 160, pl. XIII), ce qui ne semble pas indiquer une forte tonicité de la part du plasma. Parfois, l'axostyle se prolonge à l'extérieur (fig. 158, 165, pl. XIII et XIV) sans être recouvert de cytoplasme ; dans ces cas, il est robuste et ressemble beaucoup à celui des *Trichomonas*.

L'appareil parabasal des *Monocercomonas* n'a jamais été décrit ; cela n'a rien d'étonnant tant sa fixation et sa coloration sont difficiles. Nous ne sommes parvenus à le mettre en évidence qu'après de nombreux essais infructueux. Il s'attache indifféremment sur l'un ou l'autre des blépharoplastes et s'applique presque toujours contre le noyau dont il épouse la courbure (fig. 161, 166, 168, 169, 170, pl. XIV). Il a la structure typique, comprenant une partie chromophile toujours dirigée vers l'intérieur et une partie chromophobe extérieure. Quelquefois, je l'ai observé autour du noyau sous la forme d'une masse grisâtre parsemée de granules chromatiques (fig. 169, pl. XIV). J'ai eu l'impression très nette, dans quelques cas, que l'appareil parabasal s'insère, comme cela se voit dans la figure 170, planche XIV, sur les deux blépharoplastes qui sont alors séparés par une grande distance.

Le noyau, toujours sphérique, se tient tout à fait en avant, attenant même au périplaste. Il renferme un caryosome (endosome) relativement énorme. Le suc nucléaire contient rarement des parcelles de chromatine (fig. 166, pl. XIV) et se colore très peu par l'hématoxyline. Une fine membrane limite le nucleus.

Le cytoplasme, homogène et finement grenu dans la majorité des individus, renferme surtout des Bactéries. Les *Monocercomonas* englobent des proies de grandes tailles, Bacilles, *Blastocystis*, etc. (fig. xxxii). Souvent les *Monocercomonas*, comme l'a déjà indiqué D. MACKINNON, sont para-



FIG. XXXII. *Monocercomonas melolonthae* de *C. aurata* contenant un *Blastocystis*. Bo. H. E.

sités par des sortes de *Cocci* (fig. XXXIII). Il se pourrait bien que les inclusions de certains individus (fig. 161, pl. XIV) soient également des parasites.

LA DIVISION.

Mes préparations renferment un petit nombre d'individus en voie de reproduction, mais en quantité suffisante pour permettre une analyse satisfaisante du phénomène.

Le noyau devient ellipsoïdal, son caryosome s'allonge en prenant la forme d'un haltère dont la barre disparaît précocement. La chromatine périphérique se partage à peu près également en deux amas granulaires. Un étranglement médian coupe le noyau en deux éléments qui sont limi-

tés par la membrane maternelle. L'un d'eux reste sur place, tandis que l'autre émigre en un point quelconque du plasma (fig. 173, 162, 174 et 165, pl. XIV). Il s'agit en somme d'une promitose analogue à celle que



[FIG. XXXIII. *Monocercomonas melolonthae* de *Dorcus* parasité par des *Cocci*.

l'on observe chez certaines Amibes telles que *A. diplomitotica*. Notre description correspond à celle de JOLLOS, mais nous estimons que le centrosome dont parle cet auteur se confond avec le caryosome. La taille de ce dernier, assez variable, ne dépasse pas dans quelques cas celle d'un granule.

L'intérêt de cette étude réside dans le fait que noyau et complexe flagellaire semblent complètement indépendants. Les modifications du premier ne retentissent pas sur le second. L'axostyle et l'appareil parabasal restent indivis. Les individus binucléés, porteurs d'un seul système flagellaire normal (fig. 165 et 174, pl. XIV), ne sont point rares. On trouve aussi des individus, sur le point de subir la plastotomie, munis de deux axostyles et de deux appareils parabasaux et ne portant que deux paires de flagelles (fig. XXXIV).

Chez *M. orthopterorum*, K. BELAR décrit une division beaucoup plus compliquée, au cours de laquelle l'appareil flagellaire participe aux mouvements nucléaires. Il nous a été possible de vérifier ses observations.

Il est surprenant que la division dans deux espèces aussi voisines se présente avec de pareilles différences. Voici ce que nous soupçonnons. *M. melolonthae* serait capable de se diviser de deux façons : dans l'une, le noyau se couperait par amitose sans impressionner les flagelles et leurs annexes ; dans l'autre, il se reproduirait suivant un mode analogue à celui qui existe chez *M. orthopterorum* ; le système flagellaire se modifiant même avant tout changement de la structure nucléaire. Nous sommes

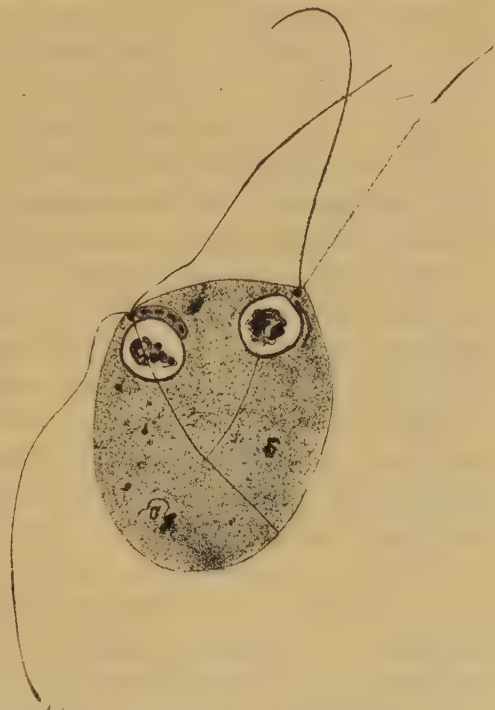


FIG. XXXIV. *Monocercomonas melolonthae* de *Cetonia* à deux noyaux et à deux paires de flagelles. Fl. H. E.

amenés à formuler cette hypothèse après avoir observé maintes fois des individus avec un seul noyau au repos et des grains blépharoplastiques se divisant ou sur le point de se diviser (fig. xxxv et 164, pl. XIV). La grande taille (10-13 μ) des exemplaires considérés permet d'affirmer qu'ils ne sortent pas de division. K. BELAR (1916) a montré l'existence de faits analogues chez *Chilomonas paramaecium* ; à côté de la division mitotique, on trouve une division amitotique qui intéresse aussi l'appareil flagellaire et le cytostome. La figure 144 du mémoire de K. BELAR ressemble à certaines des nôtres : un seul système flagellaire et deux noyaux, l'un placé très postérieurement. D'après cet auteur, l'amitose annoncerait le début de la dégénérescence ; nous ne pensons pas qu'une telle opinion soit recevable pour le *Monocercomonas* du Hammeton.

L'interprétation de certaines formes binucléées (fig. 167, pl. XIV) est bien embarrassante. La blépharodesmose qui s'applique contre le noyau n'annonce-t-elle pas la division de celui-ci ? Peut-être, s'agit-il, simplement, d'une somatelle au début de sa formation.

b) Individus petits mesurant de 2 à 4 μ de long. — Je réunis dans cette catégorie des Flagellés minimes qui coexistent avec le *M. melolonthae* auquel je les rapporte sans hésitation. Jusqu'ici, aucun auteur n'en a fait mention. Les plus petits (1 μ 9 à 2 μ) m'ont paru triflagellés, munis d'un seul blépharoplaste et dépourvus d'axostyle (fig. 175, pl. XIV). Cette observation concorde avec celle que fit K. BELAR pour des exemplaires plus volumineux de *M. orthopterorum*.

Le noyau de ces individus nains s'accroît considérablement, tandis que la masse plasmatique reste peu développée. Chez certains d'entre eux, le volume du noyau égale ou même dépasse celui du plasma. La relation nucléo-plasmatique tend vers une condition analogue à celle que réalise un gamète mâle. L'axostyle et les deux blépharoplastes se voient alors en toute netteté (fig. 154, 155 et 156, pl. XIII). L'existence de grains basaux géminés ou même séparés me laisse croire à la possibilité de la division sous cet état.



FIG. XXXV. *Monocercomonas melolonthae* de *Dorcus* avec blépharoplastes dissociés. Fl. H.

Par la suite, le noyau s'arrête dans sa croissance, tandis que le cytoplasme augmente considérablement de volume (fig. 157, 158, pl. XIII, et fig. 176, 177, 178, pl. XIV).

Quelle est la signification de ces formes ? Je me suis évertué à les suivre, sur le vivant, dans le liquide de Ringer pur ou additionné d'ovalbumine ; j'ai obtenu de longues survies, mais n'ai rien vu concernant leur évolution. J'ai peine à les confondre avec les trophozoïtes de grande ou moyenne taille. Ne sortiraient-ils point de quelque kyste ou de quelque schizonte ? Problème que je n'ai pu résoudre.

LE KYSTE

Il s'observe fréquemment, c'est un corps sphérique mesurant de 8 à 5 μ de diamètre. J'ai pu y reconnaître l'appareil parabasal (fig. 172, pl. XIV) qui entoure le noyau dans lequel on retrouve le caryosome, que de fines travées chromatiques unissent à la membrane nucléaire passablement épaisse. Le cytoplasme, homogène et dense, ne renferme aucune granulation bien notable. Je n'ai rien vu pouvant se rapporter à un centriole. La membrane kystique réfringente et résistante retient parfois fortement l'hématoxyline et paraît alors très forte.

Les kystes ont été vus par JOLLOS, C. HAMBURGER et D. MACKINNON. Le premier de ces auteurs y décrit une multiplication nucléaire que je n'ai pu observer.

RAPPORTS AVEC L'HÔTE

Les *Monocercomonas*, si grand qu'en soit le nombre, ne paraissent pas incommoder leur hôte auquel ils n'empruntent rien, se nourrissant, comme nous l'avons déjà dit, presque exclusivement de Schizophytes.

La dissémination des Flagellés est assurée par les kystes que rejette la larve à n'importe quel moment de son existence. Dans les crottes du Ver blanc, on trouve côte à côte des kystes et des Flagellés actifs qui restent vivants assez longtemps, à condition de ne pas être exposés à la dessiccation.

GRASSI (1881) avait remarqué l'absence complète de Flagellés dans le tube digestif des Hannetons adultes. J'ai vérifié cette observation et l'ai étendue à plusieurs autres espèces : *Cetonia aurata*, *Potosia morio*, *Tropinota hirtella*, *Phyllognathus silenus*, *Dorcus parallelipipedus*.

Dans la nymphe de ces divers Coléoptères, le tube digestif ne contient

aucun Flagellé, ni aucune formation kystique. J'ai examiné de nombreuses *Cetonia aurata* au moment de leur sortie du cocon terreux ; elles rejettent alors un meconium, liquide d'aspect laiteux dans lequel il n'y a trace d'aucun Protozoaire.

Ces résultats négatifs se comprennent fort bien lorsque l'on connaît certaines particularités de l'éthologie des Lamellicornes. La larve, ayant achevé sa croissance, se construit une coque avec le contenu de son énorme panse rectale. Elle se courbe de façon à mettre la bouche au contact de l'extrémité postérieure et prend, entre les mandibules, une boule de mortier qui sera, par la suite, saisie et malaxée par les pattes.

Quand la loge nymphale est terminée, la provision de mortier se trouve presque épuisée et la larve subit alors une mue. L'exuvie, toute ratatinée, gît auprès de la nymphe immobile et renferme les débris terreux restés dans le rectum et inutilisés par l'ouvrier dans son travail de maçonnerie¹.

Les kystes ne sont jamais nombreux dans les parois de la coque ; j'attribue leur rareté relative au fait que les Flagellés se localisent surtout à la portion antérieure de la panse rectale. Par contre, ils abondent dans les matières excrémentitielles enveloppées par l'exuvie et s'y trouvent en compagnie de Flagellés actifs parmi lesquels j'ai reconnu d'indubitables *Monocercomonas*. Dans la loge, parfaitement close, règne une grande humidité qui explique la longue survie des Flagellés.

J'ai beaucoup étudié le *Monocercomonas* dans les larves sur le point de se métamorphoser, espérant le surprendre en voie de reproduction sexuée. Toutes mes recherches furent vaines ; les Flagellés ne subissent pas le contre-coup des modifications de leur hôte et je n'affirmerai pas qu'au moment de l'édification de la coque les kystes soient plus nombreux qu'en temps ordinaire.

Il n'existe pas de relation cyclique entre le *Monocermonas* et son hôte ; rien de semblable ou d'analogue aux faits que rapporte FEDOROWA (1923) à propos de *Diplocystis phryganeae*, Grégarine dont le cycle évolutif se poursuit parallèlement à celui de l'hôte.

Les *Monocercomonades* n'entrent pas en rapports directs avec les

1. L'intestin moyen ne doit point se vider complètement. En effet, dans le tube digestif de certaines Cétoïnes (surtout *Oxythyrea funesta*), adultes depuis peu, j'ai observé un épais feutrage de Schizophytes filamenteux du type *Arthromitus*, décrits par Ch. ROBIN (1858) sous le nom de *Mouliniea cetoniae*, que je crois semblables aux ormes filamenteuses qui abondent dans le tractus intestinal de la larve. Quelques filaments ne sont pas expulsés au cours de la période prénymphe, et passent chez l'adulte où ils se multiplient intensément.

organes ou les tissus de leur hôte ; leur parasitisme qui confine au saprophytisme se réduit à une vie en milieu spécial : le terreau imprégné de sucs intestinaux. Etant donné l'élasticité des liens qui unissent hôte et parasite, on conçoit qu'une modification de l'un n'entraîne pas forcément un changement de l'autre.

Monocercomonas melolonthae var. *tipulae*

(fig. 175 à 178, pl. XIV).

Je crois que le *Monocercomonas* des larves de Tipules doit constituer une variété indépendante. MACKINNON (1912) prétend bien qu'il y a identité avec le *M. melolonthae* des larves de Hannetons ; je ne partage pas entièrement cette manière de voir. La variété *tipulae* a une taille généralement moindre que le type et sa forme est plus élancée. J'en ai obtenu d'excellentes préparations dans lesquelles j'ai pu voir l'appareil parabasal appendu au blépharoplaste et non pas appliqué contre le noyau (fig. 178, pl. XIV). Les blépharoplastes sont souvent près l'un de l'autre. J'ai rarement vu les grains chromatiques extra-nucléaires dont parle D. MACKINNON. Cette variété, comme le type, montre des individus d'une taille infime ; celui de la figure 175, planche XIV, mesure $1\ \mu\ 9$ de long !

β. — *Monocercomonas orthopterorum* (PARISI 1910)

K. BELAR (1916)

Trichomonas (*Trichomastix*) *orthopterorum* PARISI
(1910).

HABITAT ET HISTORIQUE

Cette espèce a été signalée, en 1881, par GRASSI dans le tube digestif de la Blatte¹ ; il la rapportait avec doute à son *Heteromita caviae* qui est, proba-

FIG. XXXVI. *Rhizomastix* sp.
de *Blatta orientalis*. Sch.
H. E.

1. Chez la Blatte, j'ai trouvé un Flagellé (fig. XXXVI) que je rapporte au genre *Rhizomastix* ALEX. et qui pourrait bien être identique à l'*Herpetomonas periplanetae* de LAVERAN et FRANCHINI (1920).

blement, à mettre en synonymie avec l'*Enteromonas caviae* de LYNCH ou le *Trichomastix* de DA FONSECA.

PARISI l'a rencontrée chez *Blatta orientalis*, *Ectobius lapponicus* et *Gryllotalpa gryllotalpa*. Pour ce dernier hôte, remarquons que GRASSI (1879 a) a décrit un *Schedoacercomonas gryllotalpae* qu'il réunit plus tard au *S. melolonthae* sous le nom de *Monocercomonas insectorum*. Si vraiment, les *Monocercomonas* de la Courtilière et de la Blatte sont identiques, il faut revenir au nom de GRASSI et abandonner celui de PARISI. Mais dans la Courtilière nous n'avons trouvé jusqu'ici que deux Flagellés : *Retortamonas gryllotalpae* GRASSI (1879 a) et un *Hexamastix*. L'existence du *Monocercomonas* étant problématique, le nom spécifique *gryllotalpae* doit être rejeté.

LE TROPHOZOÏTE

Cette espèce a été étudiée par K. BELAR ; elle offre beaucoup d'intérêt par son habitat et la variabilité de sa structure.

Sa taille varie de 3 à 8 microns, sa forme tend le plus souvent vers un ovoïde à sommets assez aigus.

Les flagelles, au nombre de quatre, chez les formes moyennes ou grandes s'insèrent à l'extrémité antérieure ; trois se dirigent en avant et le quatrième plus long et quelquefois plus épais traîne en arrière (fig. 183, 186, pl. XIV). Voici quelques mensurations :

Longueur du corps (non compris la pointe axostylaire).	Longueur des Flagelles antérieurs.	Longueur du Flagelle traînant.
4 μ	5 μ 5	13 μ
5 μ	8 μ	13 μ
9 μ	10 μ	19 μ

La disposition et l'inégalité des flagelles sont identiques à celles des *Eutrichomastix*. Par la constance de ces caractères, le *M. orthopterorum* se sépare déjà de *M. melolonthae* pourvu ou non de flagelle traînant.

Les deux blépharoplastes se tiennent presque toujours au voisinage immédiat l'un de l'autre et moins près du noyau que dans l'espèce précédente. Les individus chez lesquels on les trouve très éloignés et unis par une desmose facilement colorable sont probablement en état de prédivision (fig. 188, 192, pl. XIV).

L'axostyle part de l'un des blépharoplastes et se présente, tantôt comme un fin filament, tout entier contenu dans le Flagellé (fig. 188,

192, pl. XIV), tantôt comme un grêle bâtonnet pointu faisant saillie en arrière (fig. 183, 190, pl. XIV). Sous ce dernier aspect, sa grosseur varie beaucoup et peut atteindre celle d'un axostyle d'*Eutrichomastix* (fig. 185, 193, 195, 196, pl. XIV). Ce caractère a son importance comme on le verra sous peu. Pour K. BELAR, l'axostyle de *M. orthopterorum* serait simplement une fibrille sidérophile représentant un stade primitif de la formation axiale complexe des Trichomonades. Cette opinion n'est vraie que partiellement et ne peut s'appliquer à de nombreux individus dotés d'un robuste axostyle. Dans certains d'entre eux, on voit la substance hyaline propre à l'axostyle des *Eutrichomastix*, *Trichomonas* et autres. Enfin BELAR attribue à cet organite la valeur d'une centrodosome ; n'ayant pu suivre en détail le processus de la division binaire, je n'infirmerai point cette interprétation. Mais les images de cet auteur donnent plutôt l'impression que l'axostyle pousse directement du blépharoplaste, tout comme chez les *Trichomonas*.

L'appareil parabasal n'a été vu ni par BELAR, ni par PARISI. Je l'ai observé même dans les plus petits individus ; il s'attache sur l'un des blépharoplastes, celui qui ne donne pas insertion à l'axostyle (fig. 180, pl. XIV). Il se rapproche du noyau, mais ne l'enserme pas étroitement, sa disposition rappelle beaucoup celle que j'ai décrite pour le *M. melolonthae* var. *tipulae*. J'ai l'impression qu'il se coupe longitudinalement comme chez les *Trichomonas* ; la figure 190, planche XIV, ne me semble guère explicable d'une autre façon.

Un rhizoplaste, très fin, unit les grains basaux au noyau, sur lequel je n'ai pu préciser son attache (fig. 183 et 193, pl. XIV).

Le noyau, sphérique ou ovoïde, a la structure décrite chez *M. melolonthae*. Le caryosome (= binnenkorper) atteint parfois, et semble-t-il chez les exemplaires en prédivison, un volume énorme ; il remplit presque complètement la vésicule nucléaire. Entre lui et la membrane ne reste qu'un étroit espace clair, rempli de caryolymphe. Pas plus que K. BELAR, je n'y ai observé de centriole. Dans deux ou trois individus, la membrane nucléaire très épaisse formait deux calottes latérales (fig. 194, pl. XIV).

Le cytoplasme, finement granuleux, se creuse de vacuoles visibles sur le vivant. L'animalcule se nourrit de microbes dont les restes se voient nettement sur les préparations fixées et colorées (fig. 187, pl. XIV).

Le cytoplasme contient, en outre, des granules sidérophiles, difficiles à mettre en évidence et disposés régulièrement. Ils sont situés sous le

périplaste et recouvrent la moitié ou les trois cinquièmes antérieurs (fig. 185, 191, 194, pl. XIV). Je les homologue aux grains frontaux des *Proteromonas* et des *Eutrichomastix*. Parfois, on aperçoit une ligne de grains plus gros (fig. 191 et 195, pl. XIV) dont la signification reste énigmatique ; ils rappellent ceux que D. MACKINNON a signalés dans le *Monocercomonas* des Tipules.

Il existe, à côté des exemplaires de 5 à 9 μ , des formes plus petites dont la taille moyenne oscille entre 3 μ et 3 μ 5. Elles possèdent un axostyle et un appareil parabasal, et je ne leur compte, presque toujours, que trois flagelles (fig. 179, 181, 182, pl. XIV). J'ai l'impression très nette que leur flagelle traînant adhère au cytoplasme par sa base. Ils ressemblent à s'y méprendre aux *Trimitus* que nous avons décrits, avec le professeur DUBOSQ, dans le rectum de *Calotermes flavicollis* et de *Glyptotermes iridipennis*. Ces minuscules Flagellés ne sont pas des espèces autonomes, mais des stades de *Tétramitidés* plus gros, à savoir *Janickiella Grassii* DUB. et GRAS. et *Devescovina Hilli* DUB. et GRAS. Dans le cas du *M. orthopterorum*, les différences entre petites et grandes formes sont minimes, elles n'en existent pas moins. Pour ma part, je me refuse à croire que les individus de 2 μ 5 à 3 μ puissent être considérés comme provenant de la division d'un exemplaire de grande taille.

LE KYSTE

Non signalé jusqu'ici, je l'ai observé assez souvent ; il est à peu près sphérique. Sa membrane épaisse se décolle généralement du plasma au moment de la fixation (fig. 198, pl. XIV). Je n'y ai pas retrouvé l'appareil parabasal ; comme j'ai usé pour la fixation de liquides acétiques, cela n'a rien d'étonnant. Le noyau conserve sa structure et suffit à caractériser ces kystes.

4. — Position systématique : *Monocercomonas* et *Eutrichomastix*.

Le lecteur a déjà relevé qu'entre les *Monocercomonas* et les *Eutrichomastix* existent des ressemblances profondes. Nous retiendrons comme particulièrement importante l'analogie entre les appareils flagellaires. Dans les deux genres, ils se composent de trois flagelles antérieurs et d'un flagelle postérieur traînant (celui-ci peut manquer chez *M. melolonthae*). Les axostyles de certains *Monocercomonas* sont comparables,

par leur développement et leur structure, à ceux des *Trichomonades*.

K. BELAR, au contraire, n'envisage que les différences; mais son information manque d'étendue, elle porte uniquement sur le parasite de la Blatte et laisse de côté les *Monocercomonas* des Lamellicornes et des Tipules. Nous retiendrons, cependant, que les *Eutrichomastix* possèdent un cytostome (fente non fonctionnelle et peut-être bien inconstante), que leur blépharoplaste se réduit à un grain, souvent géminé il est vrai, et que leur mitose diffère sensiblement de celle des *Monocercomonades*.

Doit-on conclure au contraire avec GRASSI que *Monocercomonas* = *Eutrichomastix* et revenir du même coup à la dénomination générique de PARISI. Nous n'irons pas aussi loin et conserverons les deux genres, mais il importe de souligner que l'on passe insensiblement de l'un à l'autre.

Nous avons cru pendant longtemps à l'existence chez la Blatte d'un *Monocercomonas* et d'un *Eutrichomastix*. Ainsi, nous rapportions à ce deuxième genre les Flagellés représentés par les figures 183, 184, 193, 196. Nous avons trouvé tant et tant de formes intermédiaires (fig. 187, 190, 194, 195, pl. XIV) que cette opinion ne nous a plus paru soutenable¹.

D'autres faits militent en faveur du rapprochement de *Monocercomonas* avec les *Trichomonades* :

a) L'existence dans les deux genres de formes extrêmement petites à structure de *Trimitus* ;

b) La possibilité pour les grandes formes d'accoler leur flagelle postérieur au cytoplasme.

Nous avons observé, en effet, un certain nombre d'individus de *M. orthopterorum* absolument remarquables (fig. 191, pl. XIV). Leur flagelle traînant, bien développé, montre un épaississement très accusé de sa partie proximale, par laquelle il s'accole au plasma. Nous n'avons pas trouvé de côte sous-jacente; à ce détail près, ce stade est comparable à celui que l'on observe chez *Janickiella Grassii*. Ces faits cadrent avec ceux que nous révèle l'étude des *Eutrichomastix*.

Les *Monocercomonas* se reconnaîtront à leur forme générale plus trapue, à leurs deux blépharoplastes souvent séparés, à la gracilité habituelle de leur axostyle, à leur taille généralement plus faible et aussi à leur nage. Chez les *Eutrichomastix*, les trois flagelles antérieurs se rapprochent de façon à former un faisceau unique, ils se dirigent bien en avant

1. Notre figure 193, planche XIV est superposable à la figure 4 de K. BELAR.

et battent surtout de haut en bas ; cette différence physiologique a sûrement une valeur systématique.

Nous sommes arrivés (après D. MACKINNON) à séparer facilement le *M. melolonthae* de l'*Eutrichomastix trichopterae* ; ces espèces coexistent dans les larves de Tipules. Contrairement à ce que pense BELAR, la dernière d'entre elles que j'ai étudiée, en plus, dans les larves de Trichoptères (*Limnophilus*, sp.) appartient bien au genre *Eutrichomastix*.

En manière de conclusion, nous dirons que les *Monocercomonas* sont des Tétramitidés qui se placent au voisinage immédiat des Trichomonades dont ils constituent la souche, selon toute vraisemblance. Les rapports portent aussi bien sur l'évolution cyclique que sur les détails morphologiques.

CHAPITRE VI

Le genre POLYMASTIX BÜTSCHLI 1884

Ce genre a donné lieu à un nombre restreint de travaux. La difficulté technique présentée par son étude explique la pauvreté de la littérature scientifique à son égard.

Il n'était représenté jusqu'ici que par une seule espèce, *P. melolonthae*, qui habite la panse rectale des Lamellicornes et des Tipules larvaires, nous en avons ajouté une autre, le *P. Legeri* des Glomérideres.

1. — Historique.

Le *Polymastix melolonthae* fut découvert par GRASSI (1881) qui le nomme *Trichomonas melolonthae* ; ses observations très correctes ne portent que sur des individus vivants. KUNSTLER (1882 a) décrit également, dans le Ver blanc, le *Polymastix*, mais lui attribue six flagelles. Il le retrouve (1883 a) dans l'intestin de la larve d'un *Oryctes*.

BÜTSCHLI (1884) crée pour ce Protiste le genre *Polymastix* que GRASSI (1888), contrairement aux lois de la priorité, nomme *Costifera*. En 1912, C. HAMBURGER consacre à *P. melolonthae* une courte note. FRANÇA (1913)

précise certains points de son organisation. D. MACKINNON (1912 et 1914) en donne une étude plus complète concernant, en particulier, le processus reproducteur. ALEXEIEFF (1914), de nouveau, définit le genre.

2. — Diagnose.

Tétramitidé à quatre flagelles égaux ou subégaux, sans fouet traînant. Deux blépharoplastes saillants, de l'un d'eux part un axostyle robuste toujours intracytoplasmique. Appareil parabasal, très fragile, situé en avant ou sur le côté du noyau. Le corps est revêtu de Schizophytes du genre *Fusiformis*. Parasites d'Insectes et de Myriapodes diplopodes.

3. — Les espèces.

A. *Polymastix melolonthae* (GRASSI 1881).

Trichomonas melolonthae GRASSI (1881). — *Polymastix melolonthae* (GRASSI) BÜTSCHLI (1884). — *Costifera* GRASSI (1888).

HABITAT

Ampoule rectale des larves de *Melolontha melolontha* (AUCT.), de *Rhizotrogus* sp. (KUNSTLER), de *Cetonia aurata* (C. HAMBURGER), d'*Oryctes nasicornis* (FRANÇA) et de *Tipules* sp. (D. MACKINNON). Mon étude porte sur des *Polymastix* de Hanneton, de Rhizotrogues et de Tipules. Les *Polymastix* coexistent avec les *Monocercomonas*, mais sont beaucoup moins fréquents. FRANÇA l'avait déjà noté ; la comparaison de la liste précédente avec celle que j'ai indiquée pour les *Monocercomonas* le montre clairement. Le pourcentage des larves infestées est parfois très faible, c'est le cas de *Cetonia aurata* dans laquelle je n'ai trouvé qu'une fois, et en très petit nombre, le *Polymastix melolonthae*.

LE TROPHOZOÏTE

Le corps du Protiste affecte la forme d'un ovoïde dont le pôle postérieur est plus aigu que l'antérieur. On observe, quelquefois, une sorte de prolongement caudal indépendant de toute formation squelettique. On rencontre aussi des individus aciculaires remarquables par leur gracilité (18 μ de long sur 2 à 2 μ . 5 de large) (fig. 203, pl. XV). Beaucoup de

Polymastix montrent un aplatissement facile à apprécier sur les vues de face ; ils conservent de profil le contour des formes ovoïdes.

L'extrémité postérieure des *P. melolonthae* se partage souvent en deux ou trois pointes (fig. 201 et 204, pl. XV) ; cet état, comme l'a déjà reconnu D. MACKINNON, n'est pas en relation avec un processus reproducteur. Les scissures qui provoquent ces bifurcations s'enfoncent, parfois, si profondément dans le corps qu'elles en détachent de grands fragments cytoplasmiques. Souvent, la portion postérieure se sépare du reste de l'animalcule par une constriction circulaire (fig. XXXVII) ; cette perte de plasma ne paraît être suivie d'aucun phénomène pathologique. La division transversale dont parlent GRASSI et KUNSTLER se rapporte, peut-être bien, à ce phénomène. On doit le rapprocher de la plasmoptyse observée par B. COLLIN (1913) chez *Mastigina hylae* et revue par E. BECKER (1925) qui nomme uroïde le segment postérieur qui, en tombant, entraîne avec lui les déchets intra-cytoplasmiques. Ce mode de rejet par « autotomie » se retrouve chez d'autres Flagellés, je l'ai bien suivi chez *Lophomonas blattarum* et chez *Joenia annectens*. Après s'être détachées, ces masses plasmatiques s'arrondissent et se couvrent de Schizophytes. On peut encore rapprocher de cette plasmoptyse la division plasmatique que l'on observe chez certains *Balantidium* (*B. coli*, *B. elongatum*).

La taille de l'animalcule varie passablement ; ainsi, à côté d'individus mesurant $5\ \mu$ sur $3\ \mu$, on en rencontre de $22\ \mu$ sur $5\ \mu$, les dimensions habituelles oscillent entre 10 à $15\ \mu$ sur 4 à $8\ \mu$. La nage rappelle celle des *Monocercomonas*, les flagelles se rabattant, plus ou moins, le long du corps.

La surface de l'animal est revêtue de Schizophytes pris, par presque tous les auteurs, pour des rides périplastiques. Nous en parlerons dans un chapitre spécial.



FIG. XXXVII. *Polymastix melolonthae* de *Rhizotrogus* sp. dont la partie postérieure va se détacher du reste du corps. Sch. H.

Il existerait, d'après KUNSTLER (1882) et D. MACKINNON (1913 a), un cytostome placé entre les deux granules basaux. Je l'ai recherché, mais en vain, et j'affirme que les *Polymastix* sont astomes. D. MACKINNON, elle-même, n'a point représenté cette formation. Je suis persuadé que la grande réfringence du cytoplasme situé au-dessous des blépharoplastes a causé cette méprise.

Les flagelles, au nombre de quatre, s'insèrent par paires, sur deux puissants blépharoplastes sphériques situés superficiellement, au point de saillir hors de l'extrémité antérieure. FRANÇA (1913) se trompe certainement lorsqu'il les fait sortir du noyau. Les fouets, à peu près de même dimension (les différences ne dépassent guère deux microns), atteignent une fois et demi à deux fois la longueur du corps. Les *Polymastix* ne possèdent pas de flagelle traînant ; sur ce point, je suis d'accord avec tous les auteurs, à l'exception de C. HAMBURGER qui en signale un chez quelques exemplaires où il mesurait jusqu'à 36 μ de long. Des individus porteurs de paires inégales se trouvent ça et là, je les considère comme sortant de division et n'ayant pas encore achevé la poussée de leurs nouveaux flagelles.

Les blépharoplastes, quoique près l'un de l'autre, ne se touchent généralement pas, ils restent unis par une desmose nette (fig. 199, pl. XV). Ils sont unis au noyau par deux rhizoplastes très fins, difficilement visibles (fig. 212, pl. XV) ; j'ai vu, dans quelques cas, une sorte de faisceau fibreux allant des blépharoplastes au noyau (fig. 205, pl. XV) qui paraît souvent arriver au contact même des grains basaux (fig. 204, 206, 208, 210, pl. XV). Sans exclure cette possibilité, je ne suis pas sûr que cet aspect corresponde à la réalité, car la portion de cytoplasme comprise entre les deux rhizoplastes possède une sidérophilie accusée et donne l'impression d'appartenir au noyau qu'elle prolonge en avant.

De l'un des blépharoplastes, se détache une ligne chromatique que D. MACKINNON a été seule à démontrer. Elle l'interprète comme un axostyle peu développé ou inconstant. J'ai soigneusement étudié cette formation, je la crois constante, mais d'une fixation et d'une coloration difficiles. Elle est particulièrement bien conservée par le liquide de Flemming et les vapeurs d'acide osmique utilisées suivant notre méthode. Dans les préparations réussies, tous les individus la possèdent. Elle ne consiste pas, comme la décrit D. MACKINNON, en un simple bâtonnet chromatique de diamètre uniforme, elle débute par un filament ténu (fig. 199, 201, 206, pl. XV) qui se continue par un renflement plus ou

moins marqué et appliqué contre le noyau (fig. 199, 200, 201, 202, pl. XV). Elle se prolonge, dans le plasma, par un fil très fin que je n'ai jamais vu atteignant l'extrémité postérieure de l'animal. Parfois, cette partie terminale manque et la formation se limite au filament d'attache et à la portion renflée (fig. 202 et 206, pl. XV).

On reconnaîtra que les caractères spéciaux de cet organite ne sont pas ceux d'un axostyle banal, aussi l'ai-je interprété comme un appareil parabasal. Mais ayant observé, dans quelques individus, un corps placé au-dessus ou sur les côtés du noyau je suis devenu perplexe. Ce corps

s'insère sur l'un des blépharoplastes et ne dépasse jamais le pôle inférieur du noyau (fig. 199, 201, 209, pl. XV). Il affecte la forme d'une larme et se colore massivement. Dans certains cas, il présente l'aspect d'un amas de granules chromatiques (fig. 204, pl. XV).

D'après D. MACKINNON, cette structure qu'elle a bien décrite serait extra ou intranucléaire, selon les individus. Je ne puis, dans l'incertitude, accorder à ce corps ou à ces granules la valeur d'un véritable appareil parabasal.

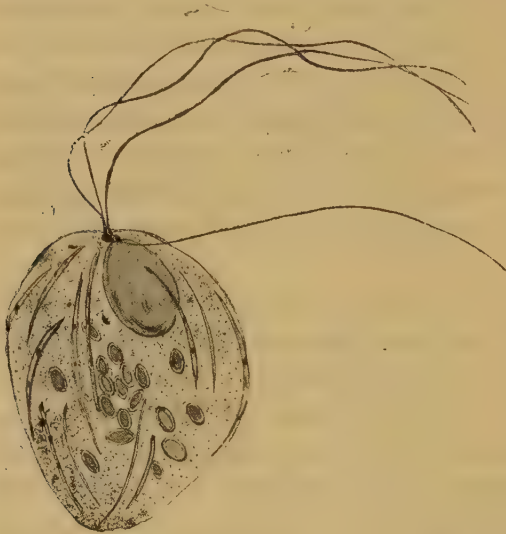


FIG. XXXVIII. *Polymastix melolonthae* de *Melolontha melolontha* parasité. Bo, Giemsa. (Les granulations chromatiques des *Fusiformis melolonthae* sont bien colorées).

Le noyau, généralement piriforme, se tient tout à fait antérieurement ; il renferme un caryosome volumineux reposant sur le fond de la vésicule nucléaire ; parfois même sur les préparations colorées, il fait saillie en soulevant la membrane (fig. 200, pl. XV). Après fixation aux mélanges osmiques, la caryolympe, peu chromatique, montre une constitution homogène et ne tient en suspension aucun granule.

Le cytoplasme, finement granuleux, renferme des vacuoles alimentaires dans lesquelles on retrouve des Bactéries à divers degrés de digestion. On observe, chez certains individus, des granules sphériques, parfois volumineux, qui *in vivo* se colorent vivement par le rouge neutre

et après fixation prennent fortement l'éosine. Il n'est pas rare de voir certains *Polymastix* dont le corps est littéralement bourré de ces sphérules (fig. 207, pl. XV). Au voisinage du noyau, se tiennent fréquemment des grains chromatiques, signalés par D. MACKINNON et interprétés comme mitochondries par ALEXEIEFF (1917 a). L'acide acétique ne les détruisant pas, leur nature mitochondriale est plus que douteuse (fig. 205, 206, pl. XV).

Les *Polymastix* sont fréquemment parasités par des microorganismes intracytoplasmiques qui apparaissent le plus souvent en amas de grains fortement colorés par l'hématoxyline. Dans quelques cas, on peut leur reconnaître une forme ovoïde et une paroi à double contour (fig. xxxviii).

LA DIVISION

Je n'ai pas eu l'occasion de l'observer fréquemment et, comme dans les *Monocercomonas*, la scission du noyau peut se faire sans entraîner de modification dans l'appareil flagellaire. Je confirme, dans leur ensemble, les données de D. MACKINNON. J'ai cru utile néanmoins de représenter deux stades qui ne manquent pas d'intérêt ; la figure 210, planche XV, nous montre un grand *Polymastix* binucléé dont l'appareil flagellaire est resté identique à celui des individus à un noyau. La figure 211 reproduit une fin de division ; les noyaux se placent aux extrémités opposées surmontées de quatre fouets.



FIG. XXXIX. Kyste de *Polymastix melonothae* perdant ses *Fusiformis*. Bo. H.

LE KYSTE

Le kyste, parfaitement sphérique, mesure de 6 à 9 μ de diamètre et ne porte pas de Schizophtes, ceux-ci tombent au moment de sa formation (fig. xxxix).

B. *Polymastix* Legeri, GRASSÉ 1926

L'HABITAT

Dans le rectum des Glomérides vivent trois espèces de Flagellés : un *Monocercomonas* souvent à allure d'*Eutrichomastix* que je ne spécifie pas, l'ayant insuffisamment étudié ; un *Polymastix*, *P. Legeri* et un *Octomitus* fort rare, peut-être *Octomitus minimus* HASSELMANN (1923).

C'est à LÉGER et DUBOSCQ que revient le mérite de les avoir vus pour la première fois, il y a quelque vingt-cinq ans, lors de leurs recherches, sur les Eccrinides ; mais ils ne voulurent pas les signaler sans être sûrs de leur attribution générique. Je les remercie bien vivement de m'avoir abandonné cet intéressant sujet d'étude.

Je me suis adressé aux deux espèces de *Glomeris* communes aux environs de Montpellier : *Glomeris marginata* et *G. annulata*. Les Flagellés se localisent au rectum où vivent les *Eccrina flexilis* et beaucoup de Schizophytes parmi lesquels on trouve des *Arthromitus* sp.

* LE TROPHOZOÏTE

La forme du *P. Legeri* diffère peu de celle du *P. melolonthae*, toutefois elle est plus régulièrement ovoïde. Je n'ai jamais observé de prolongement caudal, mais l'extrémité postérieure se bifurque parfois en deux lobes inégaux (fig. 217, pl. XV). La longueur varie entre 8 et 13 μ , exceptionnellement elle atteint 15 μ ; la largeur va de 3 à 5 μ .

Les quatre flagelles s'attachent, par paire, sur deux blépharoplastes situés à l'extrémité antérieure du Protozoaire et unis par une desmose très apparente (fig. 220, pl. XV). Ils se dirigent en avant et dépassent de beaucoup la longueur du corps. Pour un exemplaire de douze microns voici leurs dimensions respectives : 20 μ , 18 μ , 16 μ , 14 μ . Ils montrent souvent la structure redécrite récemment par ROSKINE (1922-24) et connue, depuis 1882, par les nombreux travaux de KUNSTLER et autres auteurs (voir PRENANT, 1913). Le fouet apparaît comme constitué par des segments sombres alternant avec des intervalles clairs (fig. 220, pl. XV). J'ai retrouvé cet aspect, ça et là, dans toutes les espèces que j'ai eu l'occasion d'étudier.

L'organite du *P. melolonthae*, assimilé par D. MACKINNON à un axostyle, existe dans l'espèce des Glomérides, mais il a beaucoup plus nettement l'aspect d'un appareil parabasal. Il prend la forme d'un boudin chromatique flexueux et épais (fig. 217 et 220, pl. XV) et peut se continuer en arrière par un filament très fin. Il se colore, très vivement, par l'hématoxyline après fixation aux vapeurs osmiques ; l'emploi du liquide fixateur de Bouin rend sa mise en évidence difficile. Par les mélanges éosinate d'azur $\times$ bleu de méthylène, il se teinte en rose vif. Chez quelques individus (fig. 219, pl. XV), on aperçoit une ligne axiale grêle et, contre le noyau, une petite masse grisâtre qui pourrait bien correspondre à un

appareil parabasal rétracté. L'analyse de la partie antérieure du *P. Legeri* est rendue délicate par le tassement des organites les uns contre les autres.

Le noyau, nettement plus petit que celui du *P. melolonthae*, se présente, toujours, comme une sphère régulière située très en avant, au contact ou presque des grains basaux ; il contient un caryosome peu volumineux et une caryolympe passablement chromophile.

Le cytoplasme a les caractères de celui de l'espèce précédente, mais renferme plus rarement et en moins grande abondance les sphérules éosinophiles.

Tout le corps est revêtu de Shizophytes différents de ceux de *P. melolonthae*, tant par leur forme que par leur distribution à la surface de la pellicule.

4. — Position systématique et affinités.

Le genre *Polymastix* est-il valable ? Ne doit-on pas le mettre en synonymie avec *Monocercomonas* ? Pour FRANÇA et MACKINNON les *Polymastix* méritent de constituer un groupement autonome ; pour ALEXEIEFF (1914 b, 1917 a), la différence ne porterait que sur la présence de côtes (épaississement longitudinaux du périlaste) et dit-il : « Ces côtes cuticulaires ne constituent pas un caractère suffisant pour baser sur lui tout seul un genre spécial ». Nous reconnaissons, avec ALEXEIEFF, que l'existence seule des soi-disant ornements cuticulaires (= *Fusiformis*) ne pourrait motiver le maintien du genre.

La coexistence des deux sortes de Flagellés dans le même hôte ne laisse pas d'être impressionnante ; notons toutefois que les formes nues sont beaucoup plus répandues que les formes revêtues de parasites. La statistique fournie par FRANÇA pour les larves d'*Oryctes nasicornis* est très significative à cet égard. Alors que toutes ces larves renferment des *Monocercomonas*, 20 p. 100 d'entre elles seulement contiennent des *Polymastix*. Chez les *Cetonia*, la différence entre les deux pourcentages s'accuse beaucoup plus. Enfin, je n'ai jamais trouvé de *Polymastix* chez les *Phylognathus silenus* (cf. FRANÇA) et les *Lucanus cervus* larvaires dont la panse rectale contenait cependant des *Fusiformis* libres. L'analyse cytologique des deux genres m'incite à les considérer comme autonomes. Les *Monocercomonas* portent, presque toujours, un flagelle traînant plus long que les autres, cette particularité manque chez les *Polymastix*. Si *Polymastix* = *Monocercomonas*, on devrait trouver des individus à

vêtue schizophytique porteurs d'un axostyle saillant et d'un flagelle traînant; l'observation ne nous a jamais révélé leur existence. Par contre, nous avons rencontré des *Polymastix* nus ou presque qui ne pouvaient être confondus, même par un observateur non averti, avec des *Monocercomonas*. FRANÇA a, lui aussi, observé et figuré de pareils individus. Enfin, la possession du boudin chromatique confère aux *Polymastix* un caractère spécial qui suffit à les séparer de tout autre genre.

Polymastix et *Monocercomonas* sont des formes primitives dont l'importance phylogénétique apparaît clairement dans le chapitre que nous consacrons à la systématique des Flagellés parasites. Nous y renvoyons le lecteur pour tout ce qui concerne les affinités de ces deux genres.

CHAPITRE VII

LES SCHIZOPHYTES ECTOPARASITES DES POLYMASTIX ET AUTRES FLAGELLÉS.

Les « côtes » qui ornent le périplaste des *Polymastix* ont beaucoup intrigué les Protistologues. GRASSI (1881) en a donné la meilleure description. Il distingue deux dispositions fondamentales : l'une, constante, consiste en des « bâtonnets » rigides contenus dans la zone superficielle et orientés parallèlement à l'axe du corps ; l'autre, inconstante, montre, en plus des bâtonnets périphériques, 4, 6 ou plus un nombre de baguettes piquées sur l'animalcule et lui donnant un aspect épineux. Il compare ces formations aux trichocystes des Ciliés ou mieux encore aux corpuscules trichocystimorphes du *Merotricha bacillata* de MERESCHKOWSKI. Mais en 1888, il modifie sa manière de voir ; les bâtonnets saillants « sono veramente corpi estranei (batteri) insinuatissimi e fissatisi con un loro estremo nei solchi tra le coste, ond'è percorso il corpo del protozoo ».

En 1882, comme je l'ai déjà dit, KUNSTLER décrit, sans le nommer, *P. melolonthae* et signale des filaments en forme de fer de lance, fixés

en des points quelconques du corps. Il écrit : « Je ne sais si ce sont là des organes de ces êtres (les *Polymastix*) ou simplement des parties qui s'y fixent accidentellement ». Il ne se prononce point sur leur nature et n'en fait point des Bactéries, comme l'ont écrit divers auteurs. Dans son mémoire de 1889 (jamais cité), il se prononce clairement « ce sont là des côtes détachées, originairement partie intégrante des téguments ». Il interprète de la même façon la vêtue du *Lophomonas striata* et d'un Flagellé de la larve de l'*Oryctes nasicornis*. Tout récemment avec PRÉVOST (1924), il a exprimé la même opinion.

C. HAMBURGER compare, comme l'avait d'ailleurs fait KUNSTLER, les côtes des *Polymastix* aux stries cuticulaires des Euglènes ; néanmoins, elle reconnaît que, parfois, le corps se revêt de Bactéries. MACKINNON, FRANÇA et ALEXEIEFF acceptent l'interprétation de HAMBURGER.

En somme, tous les auteurs admettent la nature cuticulaire des stries périphériques ; toutefois GRASSI et HAMBURGER reconnaissent que certains des bâtonnets implantés dans le Protozoaire sont des Bactéries. Récemment DUBOSCQ et GRASSÉ (1926) établissent que les stries pelliculaires des *Devescovina* représentent simplement des Schizophytes ectoparasites et ces auteurs indiquent incidemment qu'il en est de même pour celles des *Polymastix*. Un peu plus tard (1926 b), j'ai précisé la nature et la disposition de la vêtue des *Polymastix* et *Lophomonas*. L'observation attentive, tant sur le vivant que sur les préparations colorées, me permet d'affirmer que les côtes et les épines sont bien des ectoparasites appartenant au genre *Fusiiformis*.

1. — Cas du *Polymastix melolonthae*.

Ce Tétramitidé porte au moins deux espèces de Schizophytes ; l'une, *Fusiiformis grandis*, correspond aux « épines » ; l'autre, *Fusiiformis melolonthae*, aux « côtes pelliculaires ».

A) *Fusiiformis grandis* GRASSÉ (1926 b). — Les individus appartenant à cette espèce se fixent sur n'importe quelle partie du Protozoaire ; sur les extrémités comme sur la région moyenne. Ils adhèrent à leur hôte soit par une de leurs pointes (mode d'attache le plus commun), soit par une longue portion de leur corps (fig. XL, a, b, c, et fig. 205, 208, pl. XV). Leur grande réfringence les rend brillants. Leur nombre varie d'une

vingtaine à trois ou quatre par *Polymastix*. Ils existent seuls (fig. XL, *a* et *b* et fig. 205, pl. XV) ou associés au *Fusiformis melolonthae* (fig. XL,



FIG. XL. *Polymastix melolonthae* provenant d'une larve de *Rhizotrogus* sp. *a* et *b*, avec *Fusiformis grandis* ; *c*, *d*, *e*, avec *F. grandis* et *F. melolonthae* (d'après le vivant).

c, *d*, *e* et fig. 208, pl. XV). Ce sont eux qui ont été interprétés correctement par GRASSI, qui les dit piqués dans les sillons cuticulaires.

Ils se présentent comme des bâtonnets arqués, légèrement plus larges

au milieu qu'aux extrémités qui se terminent en pointes très fines. Ils mesurent en moyenne $8\ \mu$ de long, mais il n'est pas exceptionnel d'en observer dépassant $14\ \mu$. Leur plus grande largeur varie entre $0\ \mu\ 15$ et $0\ \mu\ 3$.

Le frémissement qui les anime et dont parle KUNSTLER est purement passif ; c'est l'hôte qui le leur imprime en se déplaçant. Ce sont de vrais Bacilles en aiguille. Leur contenu se colore uniformément dans la plupart des préparations ; dans quelques cas heureux, on voit des grains chromatiques qui occupent toute leur largeur (fig. 205, 208, pl. XV) et dont le nombre varie de trois à douze. On sait que pour HOELLING, ces granulations équivalent à de véritables noyaux et aujourd'hui on place les *Fusiformis*, parmi les Mycobactériales, au voisinage des *Corynebacterium*. Ils se reproduisent par simple scission transversale. La figure 208, planche XV, montre trois *Fusiformis grandis* fixés à l'extrémité postérieure d'un *Polymastix* et se coupant par étranglement médian. KUNSTLER (1889 a) s'était bien rendu compte, sur le vivant, de la structure des côtes détachées qui « montrent dans leur région axiale une série de vacuoles (les grains chromatiques) et paraissent formées de deux lames latérales réunies par des trabécules transversaux ».

Les Fusiformes de cette espèce sont très labiles, aussi faut-il les étudier sur le vivant pour en avoir une idée exacte. Au cours de la confection des frottis, ils tombent et les Flagellés les ayant conservés sont assez rares. Dans la panse rectale des larves de Lamellicornes et de Tipules, vivent en abondance des Bacilles en aiguilles qui ressemblent beaucoup au *Fusiformis grandis*. Appartiennent-ils à cette espèce ? Les critères morphologiques que nous possédons sont encore insuffisants pour spécifier avec rigueur ces Schizophytes ? Je rappellerai que les grands Fusiformes fixés sur *Devescovina Hilli* ressemblent beaucoup au *Fusiformis terminalidis* HOELLING, qui se multiplie librement dans le rectum du Terme hôte. Il est donc possible que des Fusiformes intestinaux soient capables de devenir ectoparasites de Flagellés.

B) *Fusiformis melolonthae* GRASSÉ (1926 b). — Cette espèce a pour dimensions moyennes $4\ \mu$ de long sur $0\ \mu\ 3$ à $0\ \mu\ 4$ de large ; les plus grands individus atteignent environ $7\ \mu$ (fig. 203, pl. XV), les plus petites ne dépassent guère $1\ \mu\ 3$ (fig. 209, pl. XV). Ces Fusiformes s'appliquent ordinairement par toute leur longueur contre la cuticule de leur hôte et en épousent la courbure. Cependant, les extrémités postérieures de certains d'entre eux restent libres et font légèrement saillie.



FIG. XLI. *Polymastix melolonthae* var. *tipulae* portant de petits *Fusiformis melolonthae* disposés parallèlement au grand axe de leur hôte (d'après le vivant).

On en compte, en moyenne, quarante par *Polymastix*, mais il n'est pas rare d'en dénombrer jusqu'à 70. Sur les *Polymastix* de petite taille (5 à 7 μ), sortant probablement des kystes, on en voit tout au plus trois ou quatre (fig. 213 et 214, pl. XV) presque toujours en voie de division.

Ils affectent l'aspect de bâtonnets arqués ou rectilignes à extrémités effilées; on se rend bien compte de leur forme lorsqu'on les voit de profil (fig. 212,

Ils se placent à peu près parallèlement à l'axe du corps, sans jamais se toucher (voir en particulier la figure XLI), quelques-uns prennent cependant une direction oblique qui, jamais ne devient complètement transversale (voir planche XV). Leur disposition régulière et leur haute réfringence expliquent que leur nature véritable soit restée aussi longtemps méconnue. Sur des frottis fixés à sec, les *F. melolonthae* peuvent se courber fortement comme pour former un anneau (fig. XLII).

Ils existent seuls ou associés à l'espèce précédente; ce sont de beaucoup les plus répandus et les plus nombreux.



FIG. XLII. *Polymastix melolonthae* du Hanneton, avec *Fusiformis melolonthae* enroulés. Fixé à sec. Giemsa.

pl. XV). Ils contiennent un ou trois grains chromatiques ; mais leur coloration s'obtient malaisément. Le mélange de Giemsa donne de bons résultats, il teint leur plasma en pourpre et leurs granules en bleuâtre (fig. XXXVIII et XLII). Ils se reproduisent par étranglement médian ; j'ignore s'ils ont un autre mode de multiplication.

Ils adhèrent plus fortement à leur hôte que les *Fusiformis grandis* mais s'en détachent encore assez facilement. Leur chute a été vue par C. HAMBURGER, D. MACKINNON et FRANÇA qui l'ont interprétée comme une désintégration du périplaste. Les figures 209 et 212, planche XV, montrent le phénomène en toute netteté.

Lors de l'enkystement, le *Polymastix* semble se débarrasser de ses parasites (fig. XXXIX) ; j'ai cependant vu des kystes portant cinq ou six *Fusiformis* qui paraissaient fixés à demeure.

N'y a-t-il pas sur les *Polymastix melolonthae* d'autres Schizophytes ectoparasites ? Sur l'un d'eux, pris dans une Tipule, j'ai observé des bâtonnets paraissant un peu flexibles et fixés à la manière des *F. grandis* (fig. 216, pl. XV). Peut-être faut-il les rapporter à cette espèce ?

2. — Cas du *Polymastix Legeri*.

A) *Fusiformis Legeri* GRASSÉ (1926 b). — Les ectoparasites bacilliformes de ce *Polymastix* appartiennent à une seule espèce. Leur interprétation ne se heurte à aucune difficulté ; on ne peut les prendre pour des stries cuticulaires. Ils s'implantent le plus souvent sur leur hôte par une de leurs extrémités et se retournent vers l'arrière ; il leur arrive



FIG. XLIII. *Polymastix Legeri* de *Glomeris marginata*, recouverts de *Fusiformis Legeri* (d'après le vivant).

aussi d'adhérer sur une plus grande longueur, mais leur pointe postérieure reste libre et fait saillie hors du Flagellé. Ils se disposent, souvent, en rangées circulaires et régulières (fig. 217, 218, 219, pl. XV). Sur le vivant, ils donnent à leur hôte une allure très spéciale ; le *Polymastix* hérissé de toutes parts semble avoir une vêtue faite de baguettes réfringentes (fig. XLIII).

La taille de *Fusiformis Legeri* varie de 2 à 4 μ de long sur 0 μ 2 à 0 μ 3 de large. On le voit très rarement recourbé, c'est un bâtonnet rectiligne et rigide dont les extrémités se terminent en pointes beaucoup moins aiguës que celles de *F. grandis* et *F. melolonthae*. En somme, il n'a pas la forme d'une Bacille en aiguille typique ; je n'en ferai cependant pas une simple Bactérie. La possession de trois ou cinq granules chromatiques occupant toute la largeur du corps (fig. 217, 218, 219, pl. XV) et l'analogie de situation avec les *F. melolonthae* et *F. grandis* nous autorisent, semble-t-il, à le maintenir parmi les *Fusiformis*.



FIG. XLIV. *Polymastix Legeri* de *G. marginata* ne portant que deux *Fusiformes*. (d'après le vivant).

Il m'est arrivé de trouver de très petits *Polymastix Legeri* (moins de 5 μ) portant tout au plus 2 ou 3 *Fusiformes* (fig. XLIV). Je répéterai à leur sujet ce que j'ai dit pour les individus de même

taille de *Polymastix melolonthae* ; il s'agit, vraisemblablement, de jeunes formes sorties, depuis peu, du kyste.

B) A la surface de quelques rares *P. Legeri*, on trouve des Schizophytes aplatis, à contour régulièrement ovale (fig. XLV), adhérant à leur hôte par une de leurs faces. Ce sont des Bactéries dont je ne puis préciser la position systématique. Je pense qu'elles représentent bien un parasite spécial, car je les ai toujours vues nombreuses sur un même hôte, et ce, indépendamment du *Fusiformis Legeri*.



FIG. XLV. *Polymastix Legeri* porteur de Bactéries. Bo. H.

3. — Cas du *Lophomonas striata* BÜTSCHLI 1878.

Fusiformis lophomonadis GRASSÉ (1926 b). — Les protistologues qui ont étudié cette magnifique Hypermastigine qu'est le *Lophomonas striata*

ont interprété son ornementation externe comme formée de stries ou rides cuticulaires. BÜTSCHLI, dans sa description originale (1878) comme dans sa diagnose du genre (1883-87), ne parle que de stries, mais il ajoute que leur signification reste inconnue ; SCHUSTER (1898) fait de même pour son *Lophomonas sulcata* de *Blatta americana*. JANICKI (1910), dans sa magistrale étude sur les *Lophomonas*, accepte également cette opinion. Tous les auteurs qui ont eu l'occasion de s'occuper indirectement du *L. striata* sont du même avis ; contentons-nous de citer DOFLEIN, D. MACKINNON, ALEXEIEFF.

La grande taille du *Lophomonas striata* facilite l'observation sur le vivant. On aperçoit, sur tout le corps du Flagellé, des sortes de rides de forme bien définie et de haute réfringence. Leur disposition n'est pas quelconque, elles s'étendent à peu près parallèlement à l'axe du corps sans jamais s'anastomoser, ni même se toucher. Elles sont beaucoup plus courtes que le corps du Protozoaire et ne se placent pas en files longitudinales. Lorsque le *Lophomonas* subit une légère torsion, elles participent au mouvement et prennent une position oblique en épousant la courbure du corps (fig. 221, pl. XV). Nous aurions pu signaler le même fait pour *Polymastix melolonthae*.

Nos observations nous ont convaincu que les stries sont des ectoparasites et non des différenciations cellulaires. Comme dans les cas précédents, il s'agit de Schizophytes du genre *Fusiformis* pour lesquels nous avons créé l'espèce *lophomonadis*.

Ils mesurent en moyenne 6 à 7 μ de long, mais on voit fréquemment des exemplaires atteignant 9 et 10 μ . Leur plus grande largeur ne dépasse guère 0 μ 3. Le *Fusiformis lophomonadis* appartient bien, lui aussi, au type bacille en aiguille ; ses extrémités s'effilent progressivement pour se terminer en pointes acérées. Il contient un, deux ou trois grains chromatiques difficiles à démontrer, mais fort nets dans certains individus (fig. 221, 222 et 223, pl. XV). Il se reproduit par bipartition transversale suivant le mode décrit pour les Fusiformes des *Polymastix* (fig. 223, pl. XV).

Dans le plasma du *Lophomonas*, en arrière du noyau, on aperçoit, après n'importe quelle fixation, un amas de fins bâtonnets plus ou moins sinueux (fig. 221 et 222, pl. XV). Je les interprète comme des Schizophytes ingérés en voie de digestion ; peut-être s'agit-il même de *Fusiformis*, car ils en ont la taille. Dans ce cas, il faudrait admettre que l'hôte a la possibilité de phagocyter, sous certaines conditions, ses parasites.

Les *F. lophomonadis* se fixent à leur hôte par toute leur longueur, ils adhèrent fortement et ne sont pas sujets à tomber. JANICKI a décrit, d'après des préparations colorées, une sorte de mue ; le périplaste se soulèverait en formant un fourreau autour du *Lophomonas* ; les rides périphériques auraient disparu alors que la nouvelle cuticule montrerait déjà une striation fort nette. Nous avons observé bien souvent des aspects analogues à celui que représente JANICKI (voir sa figure 14 dans le texte) mais nous en donnons une explication tout autre. La zone claire qui règne autour de certains *Lophomonas* n'a pas la valeur d'une exuvie ; elle correspond à un simple artefact. Au moment de la fixation, un peu de plasma sort du Flagellé mais ne décolle pas les *Fusiformis* rigides ; il passe entre eux comme à travers les mailles d'une nasse. Le fixateur coagulant ce plasma, les Schizophytes paraissent alors occuper une position interne. Nos observations faites sur le vivant ne nous ont jamais révélé l'existence d'une mue.

L'enkystement du *Lophomonas striata* débute par un changement de forme, l'animalcule devient sphérique et ses ectoparasites se comportent de deux façons :

1° Les *Fusiformis* se détachent (fig. 224, pl. XV). Il est vraisemblable que le liquide sécrété pour former la membrane kystique soulève les Schizophytes et provoque ainsi leur chute. JANICKI prétend que, même après la perte des rides, les kystes conservent une striation spéciale. Nous en avons vu beaucoup et tous étaient parfaitement lisses.

2° Les *Fusiformis* ne sont pas décollés par le fluide qui s'échappe du *Lophomonas* au moment de l'enkystement ; ils se trouvent bientôt recouverts par la coque et enfermés dans le kyste même (fig. 225 et 226, pl. XV). Ils peuvent abandonner leur position périphérique pour s'enfoncer plus ou moins vers l'intérieur. JANICKI, qui a sûrement vu le phénomène (voir ses figures 46, 47, 49, 50, 51), en donne l'inadmissible explication que voici : avant ou après l'enkystement, le plasma du Flagellé aurait la faculté de produire de nouveaux bâtonnets qui apparaîtraient non à la périphérie, mais au sein même de la masse plasmatique. Les images de JANICKI correspondent certainement aux nôtres ; l'aspect linéaire et grêle des « bâtonnets » provient, semble-t-il, d'une forte différenciation qui les a partiellement décolorés.

Les kystes porteurs de *Fusiformis* ne manifestent aucun signe de dégénérescence, leur noyau se divise normalement. (fig. 226, pl. XV).

Les Flagellés qui en sortiraient seraient donc parasités dès l'origine, il y a là une sorte de transmission héréditaire de l'infection.

4. — Considérations générales sur les Schizophytes ectoparasites.

En dehors des Flagellés, on connaît quelques Protozoaires porteurs de Schizophytes. FAURÉ-FRÉMIET (1909) montra que les « cils » supplémentaires du Péritriche *Trichodinopsis paradoxa* sont des Spirochètes qu'il nomme à tort Spirilles. L'association entre les deux Protistes étant constante, il la considère comme une symbiose. CÉPÈDE et WILLEM (1911) confirment les données de FAURÉ-FRÉMIET et constatent que les soi-disant cils supplémentaires peuvent, après arrachement, se déplacer comme un « Spirille banal » ; BACH et QUAST (1923) admettent l'association symbiotique entre le Cilié et les Spirochètes ; ceux-ci, qui peuvent se rencontrer (sous deux formes) dans l'intestin du Cyclostome hôte, manqueraient complètement en l'absence du *Trichodinopsis*.

Les *Ouramaeba villosa* et *botulicauda* de J. LEIDY (1879) sont des Amibes portant, à leur extrémité postérieure, des touffes d'ectoparasites filamenteux. J. LEIDY avait bien compris la nature parasitaire de ces filaments, à l'intérieur desquels il découvrit des spores.

PÉNARD (1902) accepte cette opinion et signale quelques autres cas de parasitisme analogue, en particulier, sur le *Pelomyxa tertia*. P.-A. DANGEARD (1910) établit la nature mycélienne des filaments portés par son *Pelomyxa vorax* ; il s'agirait de Mucédinées pour lesquelles il crée le genre *Amoebophilus*.

SCHULZE (1875) compara les bâtonnets fixés sur *Mastigamoeba aspera* à des *Bacterium termo* ; GOLDSCHMIDT (1907) les interpréta comme des grains agglutinants (Klebkörner) élaborés par le plasma. PÉNARD (1909) en fit d'incontestables Bacilles. La cuticule des Rhizomastigines mériterait d'être étudiée à la lumière des faits découverts chez les Flagellés intestinaux¹.

Les Schizophytes ectoparasites paraissent donc assez largement répandus chez les Protozoaires, mais sont tout particulièrement abondants sur les Flagellés intestinaux des Insectes. Nous l'avons montré pour les genres *Polymastix* et *Lophomonas*. Pour être complet, il faudrait

1. On peut en dire autant pour les Chloromonadines des genres *Merotricha* et *Gonyostomum*.

analyser, en détail, la faune si variée des Termites. DUBOSCQ et GRASSÉ (1926) ont décrit trois espèces de Schizophytes sur leur *Devescovina Hilli* : deux Fusiformes et un Tréponème. Les genres *Pyrsonympha*, *Joenia*, *Microrhopalodina*, *Trichonympha* (*Gymnonympha zeylandica* DOBELL), *Diplonympha*, *Stephanonympha* et probablement *Parajoenia* portent des Schizophytes paraissant appartenir dans l'ensemble à des Fusiformes et à des Tréponèmes, d'ailleurs souvent associés.

Indépendamment des erreurs d'interprétation qu'ils peuvent causer, les ectoparasites présentent un autre intérêt. Quel genre de rapports ont-ils avec leur hôte ? Remarquons tout d'abord que les Flagellés les plus âgés sont les plus densément parasités ; DUBOSCQ et GRASSÉ l'ont mis en évidence pour *Devescovina Hilli* et comme on l'a vu précédemment, il en est de même pour les *Polymastix melolonthae* et *Legeri*. Une modification du périplaste favorise la fixation des Schizophytes. On observe, en effet, que l'extrémité postérieure des vieilles *Pyrsonympha* porte un épais chevelu de Spirochètes. Or, cette région particulièrement riche en inclusions alimentaires n'a pas la même constitution que le reste du corps ; notons aussi que chez les *Joenia* le tiers ou le quart antérieur reste toujours nu. Ainsi, la fixation du parasite ne s'opère que dans des conditions déterminées.

L'association entre les Schizophytes et le Flagellé paraît être constante. Dans le cas des *Polymastix* et du *Lophomonas striata*, le fait n'est pas niable. Néanmoins, l'existence de stades nus ne doit pas être tenue pour impossible. DUBOSCQ et GRASSÉ (1926) décrivent chez *Devescovina* de petits individus morphologiquement différents des grands et toujours glabres. Rappelons que les *Polymastix* minuscules ne portent que deux ou trois *Fusiformis*¹. Il est permis de se demander si les stades encore plus jeunes ne sont pas complètement nus. Quelles que soient la constance et la spécificité qui régissent cette association, il semble difficile de la considérer comme une symbiose. En effet, on voit mal les avantages que retire le Flagellé de sa vêtue schizophytique. D'autre part, rien ne prouve que les Fusiformes ou Spirochètes vivent aux dépens de leur porteur, peut-être se nourrissent-ils des substances dissoutes dans le contenu rectal de l'hôte. Enfin, le Schizophyte ne paraît pas jouir d'une immunité absolue vis-à-vis du pouvoir phagocytaire du Protozoaire

1. Il existe toujours, chez les *Pyrsonympha*, des exemplaires, le plus souvent de taille petite ou moyenne, dépourvus de Spirochètes.

(cas du *Lophomonas striata*). Il est vrai que dans le plasma des *Polymastix*, qui contient normalement de nombreuses Bactéries, on ne reconnaît pas de *Fusiformis*.

L'association Flagellés-Schizophytes constitue, selon toute vraisemblance, un cas de saprophytisme compliqué de phorésie¹.

Signalons encore la fixation de divers menus Microbes à la surface de Mastigophores normalement nus. Ainsi, nous avons observé chez

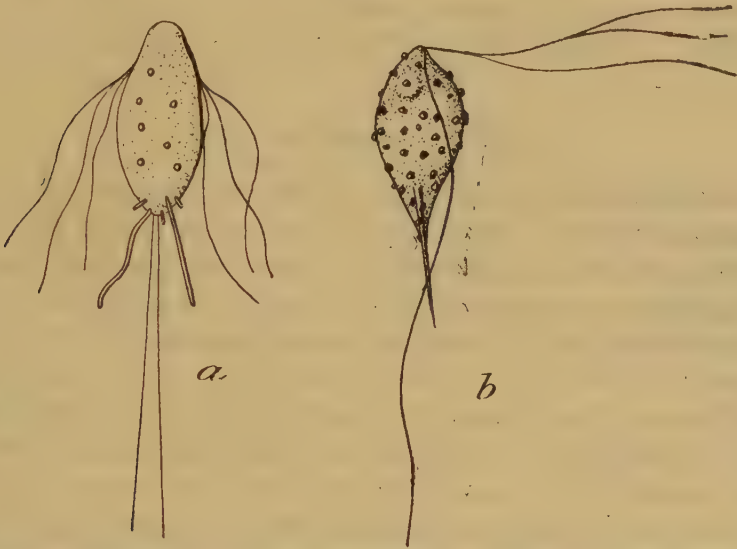


FIG. XLVI. *Octomitus intestinalis* (a) de l'Euprocte et *Trichomonas (Eutrichomastix) trichopterae* (b) porteurs de Schizophytes (d'après le vivant).

l'Euprocte des *Octomitus intestinalis* portant, piqués à leur extrémité postérieure, des Spirilles et des Bacilles (fig. XLVI a). Sur l'*Eutrichomastix trichopterae* des larves de Tipule et sur l'*Eutrichomastix colubrorum* des Serpents, on voit fréquemment un revêtement fait de Bactéries et de minuscules débris (fig. XLVI b). Le plasma de ces Flagellés doit être altéré ; ne jouissant plus de toutes ses fonctions, l'accolement, à sa surface, de parcelles inertes ou de microbes devient possible. Dans les deux cas cités, il n'existe aucun rapport spécifique entre l'hôte et les Schizophytes.

1. Des associations analogues ont été décrites entre Insectes aquatiques et divers organismes fixés à leurs téguments (Bactéries filamenteuses, *Amoebidium*, Flagellés, Ciliés pérित्रiches, Acinétiens), mais elles impliquent des liens moins étroits. Néanmoins, FAURÉ-FRÉMIET (1906) pour les Vorticellides et B. COLLIN (1912) pour les Acinètes ont démontré qu'elles s'établissent souvent entre espèces rigoureusement déterminées (par exemple *Opercularia notonectae* sur les *Notonecta*, *Discophrya Steinii* sur *Dytiscus marginalis*).

CHAPITRE VIII

Le genre *TRICHOMONAS* DONNÉ 1837

Bodo p. p. EHRENBURG (1838). — *Cercomonas* p. p. DAVAINÉ (1854-1860) (nec *Cercomonas* DUJARDIN, 1841). — *Saenolophus* LEUCKART (1863). — *Monocercomonas* p. p. GRASSI (1879 et 1881). — *Cimaenomonas* GRASSI (1881). — *Ezechlyga* STOKES (1884). — *Hexamastix* p. p. DERRIEU et RAYNAUD (1914).

Étude cytologique particulière

Les *Trichomonas* ont donné lieu à un nombre énorme de travaux (plusieurs centaines), néanmoins bien des points de leur cytologie restent obscurs et notre ignorance sur leur cycle évolutif est à peu près totale. Nous nous sommes efforcés de combler les principales lacunes ; nous avons réuni un important faisceau de connaissances nouvelles sans pouvoir, toutefois, résoudre tous les problèmes afférents à la biologie de ces Tétramitidés. Nous ne cacherons d'ailleurs pas que cette étude se heurte à des obstacles : rareté des formes non végétatives, extrême petitesse des stades les plus intéressants, fixation et coloration toujours délicates ; sur le tout, se greffe la difficulté de l'interprétation. Ainsi, le fait de ne trouver qu'une proportion infime de notes ou mémoires vraiment intéressants ne doit pas surprendre. Parmi nos devanciers, nous citerons DOBELL, ALEXEIEFF, KUCZYNSKI, KOFOID, SWEZY et WENRICH, comme ayant le plus contribué au progrès de nos connaissances sur ces Flagellés.

1. — LE NOMBRE DES FLAGELLES.

Comme on le sait, les auteurs ont mis fort longtemps avant de s'entendre sur le nombre exact des flagelles libres, nous faisons grâce au lecteur d'un historique sans intérêt. Aujourd'hui, on peut affirmer qu'il existe des *Trichomonas* à 2, 3, 4 et 5 flagelles antérieurs. Pour chacune de ces catégories, on a cru bon de créer respectivement les sous-genres *Ditrichomonas* (CUTLER, 1919), *Tritrichomonas* (KOFOID, 1920), *Tetratrichomonas* (PARISI, 1910), *Pentatrichomonas* (MESNIL, 1914). Le sous-genre *Tetratrichomonas* doit disparaître, attendu que l'espèce type *Tricho-*

monas vaginalis possède 4 flagelles antérieurs, comme il ressort nettement des mémoires de REULING (1920) et de HEGNER (1925).

Par des numérations répétées, je me suis convaincu de l'existence pour chaque espèce, à l'état de trophozoïte, d'un nombre fixe de flagelles. Chez *T. batrachorum*, *augusta*, *lacertae*, *Alexeieffi*... il est incontestablement de trois, tandis qu'il est de quatre chez *Prowazeki*, *anatis*, *gallinarum*... Ce caractère m'a toujours paru excellent pour la séparation de certaines espèces.

Pour déterminer, avec rigueur, le nombre caractéristique, on doit s'assurer que les Flagellés auxquels on s'adresse sont bien en état de repos et non de prédivision. Faute d'avoir pris cette précaution élémentaire, plusieurs auteurs ont fait des numérations inexactes. On ne doit pas oublier, en effet, que dans beaucoup d'espèces, il se produit une poussée très précoce d'un ou deux flagelles (cf. *Proteromonas*, *Pyrsonympha*). L'état de prédivision se reconnaît au dédoublement du centroblépharoplaste, de l'appareil parabasal et souvent aussi à l'apparition d'un nouveau flagelle postérieur. En tenant compte de ces remarques, il ne sera jamais très difficile de dénombrer exactement les fouets des *Trichomonas*.

Remarquons que l'unique représentant du sous-genre *Ditrichomonas* : *D. Immsi* (DUB. et GRAS.) (= *D. termitis* de IMMS) vit dans le rectum d'un Terme l'*Archotermopsis Wroughtoni* et ne diffère du *Pseudotrypanosoma giganteum* de GRASSI que par la possession d'un axostyle. Peut-être, faudra-t-il créer un nouveau genre pour cette espèce vraiment à part.

2. — LE BLÉPHAROPLASTE.

On sait, grâce aux travaux de KOFOID et SWEZY (1915), confirmés sur ce point par tous les auteurs, que le blépharoplaste se scinde en deux grains au moment de la division. L'un porte tous les flagelles libres ou seulement une partie, l'autre qui reste en connexion avec l'appareil parabasal, la côte et le flagelle postérieur devient le véritable centrosome. D'où le nom, très bien choisi, de centroblépharoplaste que nous utilisons volontiers.

Nous appellerons l'attention sur le fait que le blépharoplaste est normalement simple à l'état de repos. L'étude d'un très grand nombre de *Trichomonas* nous permet de considérer cette notion comme très générale.

Le granule basal polarise la cellule. N'est-il pas en connexion directe avec tous les organites : flagelles, côte, axostyle, noyau, appareil parabasal ? Certaines de nos figures (voir en particulier pl. XVII, fig. 266) mettent en évidence ces rapports qu'expliquent fort bien le mode de division.

3. — LA CÔTE ET LES GRAINS PARACOSTAUX.

La côte (chromatic basal rod, chromatic basis) est le filament chromatique qui s'insère sur le blépharoplaste et longe la membrane ondulante dont elle représente en quelque sorte la base. Elle existe dans toutes les espèces sauf chez *Trichomonas mirabilis* KUCZYNSKI. Ce fait me paraît très anormal. On peut l'expliquer de deux façons : ou bien KUCZYNSKI a été victime d'une erreur de technique, ou bien il a eu affaire à un stade analogue à ceux que nous décrirons plus loin. Pour ma part, je considère *T. mirabilis* comme synonyme de *T. augusta*.

La puissance de la côte varie avec les espèces. Elle montre un développement considérable chez le *T. caviae*, mais atteint son maximum chez les espèces parasites de Termites (*T. Immsi*, *T. trypanoides*, *T. termopsidis*) ; ses extrémités sont ordinairement plus fines que sa portion moyenne. Elle se colore en verdâtre par la méthode de TWORT et en pourpre par celle de MANN, réactions démontrant qu'elle n'est pas constituée par de la chromatine.

Elle possède une certaine rigidité puisqu'elle fait souvent saillie, hors du corps, par son extrémité postérieure en entraînant avec elle la membrane ondulante et un peu de plasma (fig. 264, 266, pl. XVII).

Sous la côte, on trouve des granules que KUCZYNSKI a appelés grains paracostaux. Les qualifier de sous-costaux serait plus exact. Ils paraissent manquer dans certaines espèces telles que *Trichomonas hominis*, *Eberthi*, *augusta*, *lacertae*, *Prowazeki*. Leur disposition et leur nombre sont éminemment variables ; dans le *T. muris*, ils se placent sur une file, du côté interne de la côte à laquelle ils peuvent même adhérer. Comme l'a déjà décrit WENRICH, il existe parfois une deuxième ligne parallèle à la première, mais plus profonde. Je l'ai vue rarement dans mes préparations. Chez le *Trichomonas anatis*, les grains peuvent aussi s'accoler à la côte, mais ils se placent sur une seule rangée. Le *Trichomonas batrachorum* s'est révélé comme un matériel de choix pour l'étude de ces particules. Sous la côte, moyennement développée, se pressent deux, trois ou quatre rangées de granules à peu près sphériques formant une large bande chromatique

qui accompagne la membrane ondulante. Les liquides à base de sublimé fixent particulièrement bien ces grains sous-costaux, mais à la condition expresse de ne contenir qu'une très faible proportion d'acide acétique, (comparer la figure XLVII avec celles de la planche XVI). Par la coloration de Giemsa, on leur communique une teinte rose vif analogue à celle des flagelles et de la côte. On doit les homologuer aux grains décrits chez les *Cryptobia* par divers protistologues. D'après K. BELAR, la membrane

ondulante de *C. helicis* [LEIDY repose sur une côte difficile à découvrir et

vue cependant dans *C. intestinalis*, dès 1905, par L. LÉGER qui l'interprétait comme un myonème de renforcement. ALEXEIEFF n'a pas vu la côte chez *C. intestinalis*, où elle court très près du flagelle postérieur avec lequel on peut aisément la confondre. Chez *C. helicis*, je l'ai retrouvée en toute netteté, mais souvent elle m'est appa-

reue comme une ligne de grains minuscules pressés les uns contre les autres, qui ne sauraient être homologués aux grains paracostaux plus volumineux, plus espacés et beaucoup moins nombreux (fig. LXXIII a et c). Ces formations jouissent des mêmes propriétés tinctoriales que les grains sous-costaux des *Trichomonas* Chez *Trypanophis Grobbeni*, KEYSSELITZ a figuré sous la membrane ondulante une rangée de grosses vésicules claires qui pourraient bien correspondre aux grains paracostaux. Enfin, l'an dernier, avec le professeur O. DUBOSQ, nous avons signalé chez *Pyrsonympha vertens*, au-dessous des flagelles fixés au corps, des vésicules possédant une membrane vivement colorable avec des grains périphériques et un corpuscule excentrique en

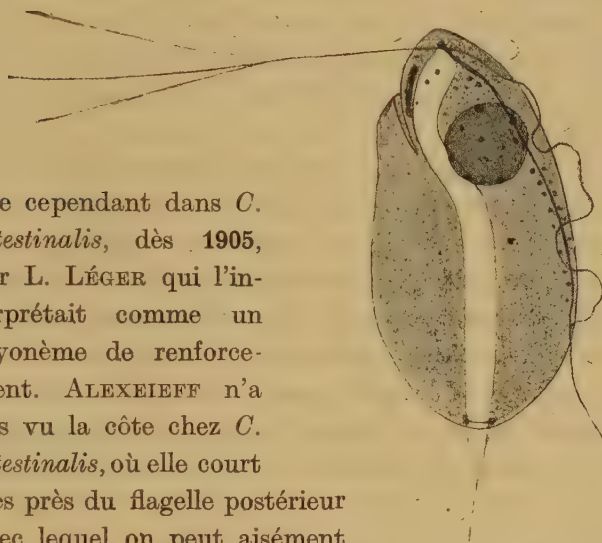


FIG. XLVII. *Trichomonas batrachorum* fixé au Boulin al coolique. H.

forme de nucléole ; nous les avons déjà homologuées aux grains sous-costaux.

Ces formations existent donc d'une façon très générale chez les Flagellés à côte. WENRICH prétend qu'elles tirent leur origine de cet organe et émigrent par la suite dans le plasma. Je ne puis accepter cette manière de voir ; rien ne prouve, en effet, que les grains accolés à la côte proviennent de celle-ci. ALEXEIEFF a pu soutenir l'opinion contraire avec autant de vraisemblance : la base chromatique résulterait de la fusion des granules. L'étude de la reproduction des *Trichomonas* n'apporte d'arguments favorables à aucune de ces thèses. Le *T. batrachorum* ne m'a jamais montré une évolution des granules dans l'un ou l'autre sens.

D'autres hypothèses ont été formulées sur leur origine et leur signification. KUCZYNSKI (1914) prétend que ces granules n'ont pas de continuité au cours des générations ; ce qui est parfaitement exact comme nous le montrerons plus loin. Ils correspondraient aux grains observés dans la cellule des Métazoaires : pigments, excreta, secreta, enclaves alimentaires, etc. KUCZYNSKI considère qu'il en est de même pour tous les « granula spécifiques »¹, parmi lesquels nous reconnaissons plusieurs catégories. Nous estimons, comme lui, que ces grains sont des produits non permanents de l'activité plasmatique, et correspondent à une phase particulière du métabolisme, peut-être en relation avec le travail flagellaire.

ALEXEIEFF (1917-1924) a une conception tout autre ; les granulations spécifiques, quelle que soit leur localisation, sont des mitochondries. Les grains paracostaux représentent, tout bonnement, un chondriomite. Opinion inacceptable pour plusieurs raisons :

1° Les grains paracostaux comme la plupart des autres granules plasmatiques résistent à l'acide acétique.

2° Ils ne se reproduisent pas par bipartition,

3° Ils ne se colorent pas par le vert Janus B.

Nous examinerons plus loin la conception d'ALEXEIEFF à un autre point de vue et nous ne serons pas moins sévère à son égard.

1. Nous ne nous servons pas du terme de granulations spécifiques employé par KUCZYNSKI (1914) et par ALEXEIEFF (1924) pour désigner l'ensemble des corpuscules granuleux répandus dans le plasma. Il s'agit, en effet, d'éléments disparates que rien n'autorise à grouper sous un même vocable. Cette simplification ne peut avoir que des conséquences malheureuses.

4. — L'APPAREIL PARABASAL.

Cet organite a été vu pour la première fois, semble-t-il, par KUNSTLER (1898) chez *Trichomonas caviae*. « Dans certains cas, écrit cet auteur, la cupule flagellifère paraît aussi être le point de départ d'une sorte de tractus longitudinal, plus ou moins court, contournant étroitement le noyau à gauche et en arrière... ». JANICKI (1911-1915) a eu le grand mérite d'en reconnaître la nature et de l'homologuer à l'organite correspondant des Trichonymphines. GINESTE (1913 b) l'a bien représenté chez *T. caviae*, mais l'a pris pour un noyau végétatif. Il a été revu et figuré dans diverses espèces par ALEXEIEFF et KUCZYNSKI (1914-1918), puis par CUTLER (1919) dans *Ditrichomonas Immsi*, par WENRICH (1921) dans *T. muris* et par ANDREWS (1925) dans *T. termopsidis*.

J'ai trouvé l'appareil parabasal dans toutes les espèces que j'ai étudiées : *T. batrachorum*, *augusta*, *Prowazeki*, *muris*, *caviae*, *lacertae*, *Alexeieffi*, *anatis*. L'ayant vu à tous les stades, j'en conclus qu'il est constant ; contrairement à l'opinion de KUCZYNSKI (1914) qui en fait une formation contingente résultant d'une irritation. Cet auteur ne l'a vu que dans les *Trichomonas* de quatre Cobayes et nie l'homologie possible entre l'appareil parabasal d'une Trichomonade et le collier d'un *Lophomonas* ou d'une *Joenia*.

Etant donnée la constance de cet élément, on ne peut plus le considérer comme constituant un simple caractère spécifique ainsi que le fit ALEXEIEFF (1911 g) pour séparer *T. batrachorum* de *T. augusta*. En réalité, ces deux espèces possèdent un appareil parabasal.

WENRICH, après CUTLER, a bien compris le rôle néfaste que joue l'acide acétique dans la fixation de cet organite ; les erreurs de KOFOID, SWEZY, ALEXEIEFF et KUCZYNSKI proviennent de la méconnaissance de l'action des fixateurs.

Dans les *Trichomonas* que j'ai étudiés, l'appareil parabasal se présente sous la forme d'une épaisse baguette fixée au blépharoplaste, soit directement soit par l'intermédiaire d'un filament. Il occupe une position dorsale (*T. augusta*, *lacertae*) ou ventrale (*T. batrachorum*) par rapport au noyau ; il est le plus souvent un peu déjeté sur la droite ou sur la gauche du plan de symétrie.

Chez *T. augusta*, il s'insère directement sur le grain basal, se courbe en S, s'infléchit en arc ou demeure rectiligne (fig. 273, 274, 275, pl. XVII). Sa longueur varie passablement et atteint le cinquième ou le tiers de

celle du corps. Il affecte, dans certaines préparations, une structure homogène et une colorabilité uniforme ; mais il montre le plus souvent les deux substances chromophile et chromophobe (fig. 273 et 275, pl. XVII).

Cette description s'applique également bien aux *Trichomonas caviae* (fig. 291, pl. XVIII), *muris* (fig. 305, pl. XVIII), *Prowazeki*, *Alexeieffi* (fig. 268, pl. XVII), *lacertae* (fig. 264, 265, 266, pl. XVII). Chez certains individus de *T. anatis*, l'appareil parabasal s'étend ventralement (fig. 277, pl. XVII) en décrivant un S très marqué.

Les résultats les plus intéressants nous ont été fournis par *T. batrachorum*¹. Nous en avons indiqué une partie dans une note préliminaire (1925 c). L'appareil parabasal, dans cette espèce, s'étend le long de la lèvres dorsale du cytostome, un peu en avant ou sur le côté de l'axostyle. Il apparaît comme un boudin très fortement sidérophile appendu au centrobéopharoplaste par un filament parabasal très net et assez long (fig. 227, pl. XVI). Il mesure 3 à 4 μ de long, sur 0 μ 5 à 0 μ 8 de large. A ce stade, je ne vois pas trace de substance chromophobe et mes images sont comparables à celles de JANICKI (1911-15). Toujours dans les mêmes préparations, je trouve dans d'autres individus un aspect un peu différent ; sur un des bords de l'organite, on aperçoit un fin liséré de substance chromophobe grisâtre (fig. 232, pl. XVI). Ce liséré augmentera d'épaisseur et deviendra bientôt une calotte fortement convexe (fig. 236, pl. XVI), goutte visqueuse adhérent à la baguette chromatique. Un peu plus tard, on la trouve constituée de gouttelettes ou vésicules accolées (fig. 228 et 233, pl. XVI) ; certaines d'entre elles tombent dans le plasma où l'on perd leur trace (fig. 231, pl. XVI). Nous reviendrons sur ce processus à propos de la signification morphologique et physiologique de l'appareil. La substance chromophile se présente quelquefois en une rangée (fig. 230 et 240, pl. XVI) ou en un amas (fig. 235, pl. XVI) de grains sphériques. Cette disposition a été vue par ALEXEIEFF chez certains *Trichomonas*, elle ne paraît pas retentir sur l'évolution de la partie chromophobe. J'ai l'impression fort nette que la production de cette substance a lieu d'une façon discontinue, ce qui expliquerait son absence souvent totale.

Comment se comporte l'appareil parabasal au cours de la division ?

1. On se rendra compte que nos figures et notre description ne concordent pas avec les données classiques. Il semble que nos *Trichomonas* appartiennent à une nouvelle espèce. En réalité, il n'en est rien ; les différences qui les séparent du *T. batrachorum*, tel que l'a défini ALEXEIEFF, proviennent de l'emploi de techniques cytologiques. Les mêmes individus traités par le Bouin alcoolique prennent l'aspect classique. Inutile de souligner, une fois de plus, l'importance de la fixation.

Voici les quelques renseignements que nous relevons dans les travaux de nos prédécesseurs. D'après JANICKI (1915), dans les *Trichomonas* au cours de la division, tout comme dans les caryomastigontes de *Stephanonympha*, le parabasal passerait en entier à l'un des pôles du fuseau, tandis qu'à l'autre il s'en formerait un nouveau (voir la figure 13 du texte de JANICKI). KUCZYNSKI (1914-1918) a soutenu sans preuve positive la même opinion. CUTLER (1919), dans *Ditrichomonas Immsi*, déclare que l'appareil parabasal se dédouble après la division du blépharoplaste et avant la rupture de la paradesmose, mais il n'a pu suivre les divers stades de ce processus ; il estime pourtant que les nouveaux appareils dérivent de l'ancien, par division. ALEXEIEFF (1924) n'apporte guère plus de précision ; chez les individus en reproduction, le parabasal serait constitué par deux rangées de grains sidérophiles qui se sépareraient suivant le sens longitudinal ; ALEXEIEFF n'a pas observé de différence de taille entre les parabasaux des *Trichomonas* fils.

Voici comment s'opère le phénomène. Remarquons tout d'abord que le moment de la division de l'appareil parabasal varie autant que celui du dédoublement du centrobépharoplaste et de la poussée des nouveaux flagelles. L'asynchronie, dans la reproduction des divers éléments des Flagellés parasites, constitue un fait important et général. Chez les *Trichomonas*, on connaît depuis longtemps des stades de prédivision à blépharoplaste dédoublé et à flagelles supplémentaires ; dans de tels individus, on trouve soit un appareil en cours de fissuration, soit deux appareils séparés. La scission de l'organite m'a souvent paru indépendante de celle du blépharoplaste ; elle débute alors par l'extrémité antérieure et porte aussi sur le filament parabasal, elle progresse lentement vers l'extrémité postérieure. Avant qu'elle ne soit achevée, on observe des aspects en V fort caractéristiques (fig. 239, pl. XVI). L'appareil parabasal des *Trichomonas* se reproduit donc, chez le trophozoïte, par fissuration longitudinale. Les individus porteurs de deux appareils sont fréquents (fig. 240, pl. XVI), et font penser aux stades de prédivision décrits par JANICKI (1915) chez *Devescovina*.

Certains appareils parabasaux simulent un noyau, à s'y méprendre ; ils se présentent comme des sortes de vésicules à paroi chromophile et à contenu chromophobe (fig. 237, pl. XVI). Je les prends pour des stades de prédivision, précédant la fissuration longitudinale qui peut se manifester très tôt, alors que tous les autres organites sont au repos. Cette fissuration, au contraire, dans quelques cas, s'opère très tard alors que

le déplacement du complexe nucléo-flagellaire est déjà achevé (fig. 242, pl. XVI).

Rappelons que KOFOID et SWEZY (1915) ont soutenu que la côte représente le véritable appareil parabasal. L'organite désigné sous ce dernier nom par JANICKI, ALEXEIEFF, KUCZYNSKI correspondrait à une jeune côte en voie de croissance. Tous les auteurs qui se sont occupés de Trichomonades depuis cette date ont réfuté, avec vigueur, cette assertion. Pour ma part, il me semble inutile d'insister ; la planche XVI montre à l'évidence, que côte et appareil parabasal coexistent pendant la division ; il s'agit de deux éléments parfaitement distincts.

5. — L'AXOSTYLE.

Chez les Trichomonades, cet organite prend un grand développement. Il a vivement intéressé les protistologues qui ont apporté beaucoup de soin à son étude et se sont livrés à maintes controverses à son sujet.

Dans le genre *Trichomonas*, on peut distinguer deux types principaux. Le premier se compose d'une tige de calibre à peu près uniforme, ne se renflant pas au voisinage du noyau (cas du *T. batrachorum*), le second comprend les axostyles à tête (capitulum), sorte de dilatation antérieure aplatie latéralement, comme en fait foi la figure 267, planche XVII ; nous les trouvons chez les *T. augusta* et *lacertae*. L'extrémité postérieure, selon les espèces, se termine en biseau (*T. muris*, *caviae*) ou s'effile progressivement (*T. Alexeieffi*). L'axostyle, dans une même espèce, présente les courbures les plus variables témoignant ainsi de sa grande élasticité.

Sur sa structure, je serai bref. Je n'ai réussi à le colorer électivement par aucun réactif, il reste hyalin ou s'empâte uniformément. Je ne lui ai pas reconnu la structure fibreuse, si facile à voir, de l'axostyle des *Joenia*. Je pense, avec ALEXEIEFF, qu'on doit le comprendre comme un tube probablement creux ; j'appuierai cette opinion sur des observations faites au cours de sa genèse.

Dans l'axostyle des *Trichomonas augusta* et *lacertae*, on voit des grains chromatiques particuliers qui se colorent très fortement par l'hématoxyline, après une fixation quelconque ; par le Giemsa, ils deviennent d'un pourpre intense. Dans la tige, ils se placent sur une file unique qui commence à partir du quart ou du tiers postérieur ; dans la

tête, ils se dispersent à peu près sans ordre. Chez *T. augusta*, ils sont moins nombreux et plus gros que chez *T. lacertae*. ALEXEIEFF les assimile, à tort, à des mitochondries dont ils ne possèdent pas les propriétés. Lors de la division, l'axostyle se résorbant, ils sont libérés et se dispersent dans le plasma où ils seront peu à peu lysés. Au moment de la formation du bâton axial, de nouveaux grains se placent le long du filament générateur (voir plus loin) et sont englobés par le manchon hyalin qui devient l'axostyle du trophozoïte. L'explication d'ALEXEIEFF (1916 a) doit être rejetée, qui prétend que les grains de l'ancien axostyle rentrent, probablement par suite d'une attraction capillaire, à l'intérieur des nouveaux axostyles. Même, sans connaître la genèse exacte du bâtonnet axial, on pouvait opposer à cette manière de voir un argument très fort ; pourquoi l'attraction capillaire n'agit-elle que sur une seule catégorie de granules ?

Dans l'axostyle de certaines espèces, on aperçoit quelques parties chromatiques. Par exemple chez *T. batrachorum*, la portion distale montre une fine traînée à position axiale (fig. 228, 240, pl. XVI) et le bord ventral de l'extrémité antérieure prend parfois une coloration très vive avec l'hématoxyline.

En avant, l'axostyle est uni au blépharoplaste par l'intermédiaire d'une fibrille chromatique (fig. 266, pl. XVII) qui n'apparaît nettement que dans quelques cas favorables. Le *Trichomonas lacertae* me l'a montrée maintes fois ; elle ne me semble pas se terminer sur un granule endoaxostyloïde et elle représente la partie proximale du filament générateur. Je crois que, bien souvent, la baguette axiale s'attache directement au grain basal (fig. 264, pl. XVII), ce qui s'explique encore aisément par son mode de formation. KUCZYNSKI (1914-1918) prétend que l'axostyle est situé entre les deux fibrilles qui lui auraient donné naissance ; malgré notre soin à rechercher cette disposition, nous ne l'avons pas vue. J'inclinerai à croire que KUCZYNSKI prend pour fibrilles les bords de l'organite. Autour de l'axostyle de certains *T. batrachorum*, j'ai aperçu une sorte de gaine faiblement teintée en gris par l'hématoxyline. Si je l'avais vue plus souvent je n'hésiterais point à l'homologuer à la forte membrane qui enveloppe le volumineux « mestolo » de *Joenia* et *Parajoenia*.

REULING (1921) décrit le bâtonnet axial de *T. vaginalis* comme étant formé de quatre fibrilles correspondant aux quatre flagelles antérieurs. Le travail le plus récent (HEGNER, 1925) ne confirme pas ces données. Mais il me semble que ce *Trichomonas* possède un axostyle assez spécial

et moins développé que celui des autres espèces ; de nouvelles recherches nous renseigneront sur ce point.

La base de l'axostyle, au voisinage de son point de sortie, porte une



FIG. XLVIII. *Trichomonas augusta* du *Bufo calamita* avec bagues périaxostylaires hypertrophiées. Fl. H. E.

ou plusieurs bagues chromatiques dont le développement varie avec les espèces et les individus. Ces formations se montrent particulièrement belles dans les *Trichomonas augusta* du *Bufo calamita*. Dans certains exemplaires, on ne voit qu'un anneau toujours large et bien net ; mais dans la plupart des autres, on en aperçoit deux, trois ou quatre extrêmement puissants et très chromophiles (fig. 272, 274, 275, pl. XVII) ; parfois, l'un d'eux remonte très en avant et s'hypertrophie (fig. XLVIII). J'ai souvent observé autour des bagues une zone de plasma granuleux bien délimitée (fig. XLIX). La substance de ces formations résiste à l'acide acétique.

Au cours de la division, elles subissent une lyse, tout comme l'axostyle, et à leur niveau on trouve un nuage de petits grains chromatiques. Je ne sais quelle est leur fonction ; elles représentent sûrement l'équivalent du manchon décrit par GRASSI et FOÀ (1904) chez *Joenia annectens*, mais avec les myofibrilles en moins¹.

ALEXEIEFF (1924) les homologue au centriole annulaire des spermatozoïdes ; cette manière de voir me paraît absolument insoutenable pour la bonne raison que les bagues périaxostylaires ne dépendent jamais du centrosome. Nous reviendrons sur ce point à propos de la comparaison entre Flagellés et spermies. Je les considérerai plutôt comme des productions dérivant de mitochondries et propres aux Tétramitidés et Lophomonadidés à gros bâton axial.

Les protistologues ne s'accordent point sur les fonctions assumées par l'axostyle. Trois conceptions s'affrontent, suivant lesquelles le bâtonnet axial serait :

a) Un élément squelettique imposant une forme déterminée au Protozoaire (GRASSI 1881, 1888, 1904..., KUNSTLER 1898,



FIG. XLIX. *Trichomonas augusta* avec plasma granuleux autour d'une bague périaxostylaire. Fl. H. E.

1. Ces fibrilles existent peut-être bien, mais si ténues que je n'ai pu les discerner du plasma ambiant.

LAVERAN et MESNIL 1901, PROWAZEK 1904, DOBELL 1907 et 1921, WENYON 1907 et autres).

b) Un élément squelettique servant, en outre, à la fixation sur un substrat [ancrer de KUCZYNSKI] : (KUNSTLER, WENYON, KUCZYNSKI 1914, REULING 1921, FAUST 1921).

c) Un élément squelettique et moteur (PORTER 1894, GRASSI et FOÁ 1904, FOÁ 1905, O. DUBOSCQ 1908, KOFOID et SWEZY 1915, ALEXEIEFF 1924).

Sans doute, l'axostyle contribue à déterminer la forme générale de l'animalcule, mais nous avons déjà remarqué que beaucoup de Flagellés intestinaux, allongés ou fuselés, sont dépourvus de tout axe rigide. On voit, quelquefois, des *Trichomonas* amœboïdes et cependant porteurs d'un axostyle¹ (fig. L) ! D'autre part, il n'est pas rare d'observer des *Trichomonas batrachorum* de forme normale dont l'axostyle s'est complètement replié dans le corps (fig. 232, pl. XVI) ; déjà nous avons signalé,



FIG. L. *Trichomonas Prowazeki* de la Salamandre, amœboïde (d'après le vivant).

avec le professeur O. DUBOSCQ (1924 a), de pareils faits chez le *T. trypanoides*. On observe souvent, sur le vivant, des individus dont l'axostyle très contourné (fig. LI) n'impose nullement sa courbure à l'animalcule.

1. Je ne fais pas allusion aux phénomènes de « métabolie » que nous étudierons plus loin, mais à un amœboïsme vrai tel qu'on l'observe chez quelques individus de *T. Prowazeki* de la Salamandre. Notons, en passant, que les *Trichomonas* présentent une torsion sénestrogryre généralement peu accusée.

Il est bien certain que l'axostyle ne sert pas d'ancre; les Flagellés à bâtonnet axial possèdent la propriété générale d'adhérer à un substrat par leur extrémité postérieure tout comme ceux qui en sont dépourvus. Nous avons noté cette particularité chez le *Proteromonas lacertae* et il s'agit d'un phénomène apparenté à l'agglomération qui ne se produit que dans les conditions spéciales que l'on connaît. J'ajouterai que KUCZYNSKI prétend que lorsque l'animal s'amarre, sur cette sorte d'ancre, les flagelles antérieurs cessent de battre, tandis que les mouvements de la membrane ondulante conduisent dans le cytostome les particules alimentaires. Nous n'avons rien vu de tel et ne pensons pas que le cytos-



FIG. 11. *Trichomonas batrachorum* en chapeau de gendarme et à axostyle contourné (d'après le vivant).

tome soit fonctionnel; il ne l'est sûrement pas chez les espèces à nutrition osmotique (*T. augusta*, *T. lacertae*).

PORTER (1897) observa la mobilité de l'axostyle de *Pyrrsonympha*¹ dont il compare les mouvements à ceux d'un serpent dans un sac; puis GRASSI et FOÁ signalèrent les mouvements de rotation du bâtonnet axile de *Joenia annectens* et de *Devescovina striata*; j'ai pu vérifier l'exactitude de ces observations. KOFOID et SWEZY considèrent l'axostyle des *Trichomonas* comme un puissant organe de locomotion sur ou dans le mucus intestinal. Dans un tel milieu, il bat comme un flagelle, l'extrémité postérieure décrivant un cône de rotation. ALEXEIEFF (1924) a pleinement confirmé ces données.

Je suis certain, pour l'avoir vu, que l'axostyle se déplace même violemment à l'intérieur du plasma. Mais je me demande s'il est bien

1. JANICKI (1915) n'homologue pas l'axostyle de *Pyrrsonympha* à celui des autres Polymastigines; nous ne partageons pas cette opinion.

mobile par lui-même ? Cela ne fait guère de doute pour celui des *Pyrsonympha*. Pour *Joenia*, on peut donner une autre interprétation ; l'extrémité postérieure de l'axostyle se termine par un petit renflement (olive de GRASSI) entouré du manchon à myofibrilles ; le mouvement de rotation pourrait être dû aux contractions des fibres. Pour le *Trichomonas*, on peut imaginer un dispositif analogue rendu vraisemblable par l'existence des bagues chromatiques. Dans ces conditions, l'axostyle serait un organite passif.

Nous indiquerons, plus loin, le sort des axostyles au cours de la mitose et décrirons leur genèse ; mais pour permettre d'établir une comparaison fructueuse entre la baguette axiale des Trichomonades et celles des autres Flagellés, nous dirons, tout de suite, qu'elle est, à l'origine, une émanation du centrobépharoplaste se renouvelant à chaque division du Protozoaire. Ceci posé, les homologues entre les axostyles des Tétramitidés et des Hypermastigines deviennent très simples à saisir. Celui des *Pyrsonympha* possèdent les mêmes rapports et le même mode de formation (H. KIRBY 1924), sa coloration par l'hématoxyline révèle une structure fibreuse très nette. L'axostyle des *Lophomonas blattarum*¹, dont chaque fibrille séparée provient d'un grain basal, représente un faisceau d'axostyles, tels que nous les avons décrits chez *Monocercomonas* ; à la « polymérisation » des grains basaux correspond, ici, la multiplication des fibres axostyliques. Celui des *Stephanonympha* et *Calonympha* a une composition analogue, mais chaque fibre provient d'un blépharoplaste qui donne insertion à plusieurs flagelles.

ALEXEIEFF (1924) homologue directement l'axostyle à un flagelle interne : même origine, mêmes propriétés. Cette vue me semble bien osée ; le fait de s'insérer sur le blépharoplaste n'indique pas, *a priori*, une nature flagellaire. Les filaments chromatiques (parastyle et appareil parabasal de KOFOID et SWEZY) observés chez les *Chilomastix* devraient alors être assimilés à des flagelles, ce qui serait manifestement faux. Je ne puis admettre comme axostyle la portion épaisse des flagelles traînants des *Octomitus* ou des *Giardia*. L'axostyle est un organite autonome d'origine blépharoplastique, il ne peut être considéré comme un flagelle devenu interne.

1. L'axostyle de *Lophomonas striata* a la même structure que celui du *L. blattarum*, mais ses fibrilles sont beaucoup plus serrées. Nous ne faisons pas allusion à l'axostyle des *Spirotrichonympha* encore très mal connu. Je profite de cette occasion pour signaler que la *Trichonympha agilis* de la figure 7 d'ALEXEIEFF (1917 c) est incontestablement une *Spirotrichonympha flagellata*.

Enfin, il ne faudrait pas croire avec ALEXEIEFF que l'axostyle soit l'apanage exclusif des Flagellés intestinaux¹ et représente une adaptation à un milieu très encombré de débris (!). En 1904, GEZA ENTZ a décrit, sous le nom de *Trichomastix salina*, un Mastigophore extrêmement intéressant et vivant dans les eaux de salines continentales ; il possède un axostyle très clairement indiqué sur les figures. La membrane ondulante se retrouve aussi chez des Flagellés libres et la Volvocale, *Ulochloris oscillans* PASCHER (1916), porte deux flagelles antérieurs libres et deux flagelles postérieurs (un de chaque côté), rattachés au corps par une membrane ondulante bien développée. Remarquons, toutefois, que *Trichomastix salina* et *Ulochloris oscillans* vivent dans des milieux salés.

6. — LE CYTOPLASME ET SES ENCLAVES.

Le cytoplasme des *Trichomonas*, légèrement verdâtre sur le vivant, possède une structure homogène ; il tient en suspension diverses catégories de granules et de vacuoles. Une observation attentive permet de voir ses mouvements de cyclose parfois très rapides. Nous n'avons pas trouvé les fibrilles squelettiques dont parle KUCZYNSKI, mais il est juste de dire que nous ne nous sommes pas appliqué à les mettre en évidence. Le corps très souple peut se déformer avec une extrême facilité ; mais ces changements ne doivent pas être confondus avec l'amoeboïsme vrai, toujours rare.

Parmi les enclaves cytoplasmiques, nous aurions pu placer les grains paracostaux, mais étant donnée leur localisation nous avons cru préférable de rattacher leur étude à celle de la côte. Il nous reste à examiner : les grains frontaux, les grains chromatiques épars dans le plasma, les mitochondries, les vacuoles trophiques.

a) *Les grains frontaux*. — Nous faisons entrer dans cette catégorie des granules ordinairement placés en files arquées partant du blépharoplaste. Nous en avons signalé déjà chez les *Proteromonas* et le *Mono-cercomonas orthopterorum*. Chez *T. batrachorum*, ils se colorent facilement et forment une ou deux lignes courbes partant du blépharoplaste et se dirigeant sur les côtés de l'animalcule. On ne se rend bien compte de leur position que sur les vues dorsales (fig. LII). Sur les vues de profil, ces files de grains semblent être parallèles à la côte (fig. 238, pl. XVI) ou au bord

1. Il nous paraît inutile de réfuter l'opinion de ZUELZER (1925) qui homologue l'axe des Spirochètes au bâtonnet axial des Trichomonades !

dorsal du cytostome (fig. 229, pl. XVI). Le nombre des granules varie de cinq à vingt, j'en ai compté exceptionnellement une trentaine. On pourrait confondre les files de grains frontaux avec une côte en formation, si l'on oubliait que dans celle-ci il existe toujours une ligne chromatique continue, plus ou moins régulièrement doublée de granules. Chez *T. caviae*, la disposition des grains frontaux rappelle celle que nous décrivons pour les *Eutrichomastix* des Reptiles ; ils se placent très superficiellement, presque immédiatement, sous la pellicule, ils sont nombreux, sans ordre et partent du voisinage du blépharoplaste (fig. 291 et 292, pl. XVIII). Chez *T. muris* (fig. 305, pl. XVIII), ils se rangent tout à fait comme chez *T. batrachorum*. WENRICH les a vus, mais paraît les avoir

confondus, dans une certaine mesure, avec les grains paracostaux. Chez *T. augusta* aucune technique ne les a révélés.

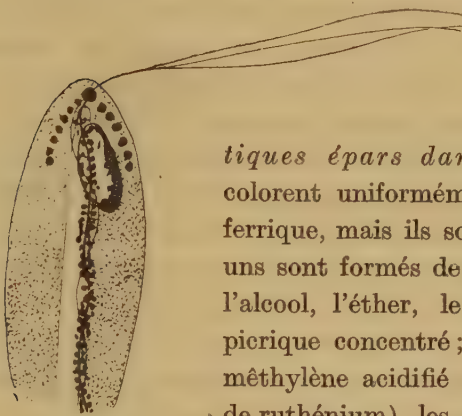


FIG. LII. *Trichomonas batrachorum*, vue dorsale montrant les deux rangées latérales de grains frontaux. Sub., ac. tri. H.

b) *Granules chromatiques épars dans le cytoplasme.* — Tous se colorent uniformément en noir par l'hématoxyline ferrique, mais ils sont sûrement de deux sortes. Les uns sont formés de métachromatine (insolubles dans l'alcool, l'éther, le chloroforme ; fixés par l'acide picrique concentré ; colorés en bleu par le bleu de méthylène acidifié par $\text{SO}^2 \text{H}^4$, en rouge par le rouge de ruthénium), les autres probablement de chromatine rejetée par le noyau. Il ne faut pas confondre ces diverses granulations avec les microbes parasites qui envahissent souvent le corps des *Trichomonas*.

c) *Mitochondries.* — Nous ne reconnaissons comme telles que les grains colorés vitalement par le vert Janus ($1/10.000^e$ à $1/30.000^e$). Après avoir échoué maintes fois, nous avons réussi à colorer électivement de petits grains épars dans tout le plasma (*T. batrachorum*, *caviae*¹) et peu nombreux ; ils sont sphériques ou étirés en courts bâtonnets (fig. LIII). Ces résultats confirment

1. DA CUNHA et MUNIZ (1923) ont décrit dans le plasma de *T. muris* et *T. gallinarum* un organisme parasite dont ils font une Chytridinée : *Sphaerita minor*. Je l'ai revu chez *T. muris*, *T. caviae* et chez *Eutrichomastix lacertae*. Les Cocci vus par KOFOD et SWEZY (1915) dans *T. augusta*, par KUZYNSKI (1918) dans *T. muris* et considérés par lui comme ingérés appartiennent sûrement à ce parasite. WENRICH a figuré chez *T. muris* un noyau hypertrophié qui n'est qu'un sporange de *Sphaerita*. MAYER (1920) a bien représenté ces microbes dans ce même *Trichomonas* mais n'a pas compris leur nature.

ceux qu'a publiés Miss HOGUE pour le *Trichomonas hominis*. Par le vert Janus, KOFOID et SWEZY ont coloré à la fois le noyau, le blépharoplaste et des grains plasmatiques ; leurs Flagellés ne tardaient pas à mourir. Ces auteurs n'auraient-ils pas utilisé des concentrations

trop fortes ?

d) *Vacuoles.* —

Leur nombre varie avec les espèces et les individus. Leur coloration obtenue, avec la plus

grande facilité, par le rouge neutre, le bleu de crésyl et le bleu de méthylène, a été étudiée par plusieurs auteurs (PROWAZEK, KOFOID et SWEZY, M. HOGUE et autres). Au bout d'un certain temps, le colorant se précipite à l'intérieur de la vacuole sous forme de granules. J'ai observé rare-

ment la diffusion du rouge neutre dans tout le plasma. Il va de soi qu'il faut distinguer deux sortes de vacuoles ; les unes, simplement alimentaires, contenant des proies en cours de digestion, les autres provenant de l'activité propre du plasma. La distinction n'est pas toujours facile à faire chez les espèces, telles que *T. Prowazeki*, bourrées à la fois d'enclaves alimentaires et d'inclusions

d'origine métabolique.

7. — LA DIVISION.

Après les belles études qui lui ont été consacrées depuis une vingtaine d'années, il me paraît inutile d'en reprendre la description. Je me bornerai à rapporter les faits nouveaux que j'ai découverts et à les raccorder brièvement aux données de mes prédécesseurs. Les résultats les plus intéressants ont été obtenus avec le *Trichomonas batrachorum* de *Bufo vulgaris*.

L'état de prédivision n'indique nullement l'imminence de la mitose ; j'ai suivi, pendant plusieurs heures, des individus à quatre flagelles antérieurs et à deux côtes sans observer le moindre changement dans leur structure nucléaire. A propos de l'appareil parabasal, nous avons déjà dit que cet état de prédivision se présente avec des aspects fort variés, la duplication ne portant pas forcément sur tous les organites. Enfin,

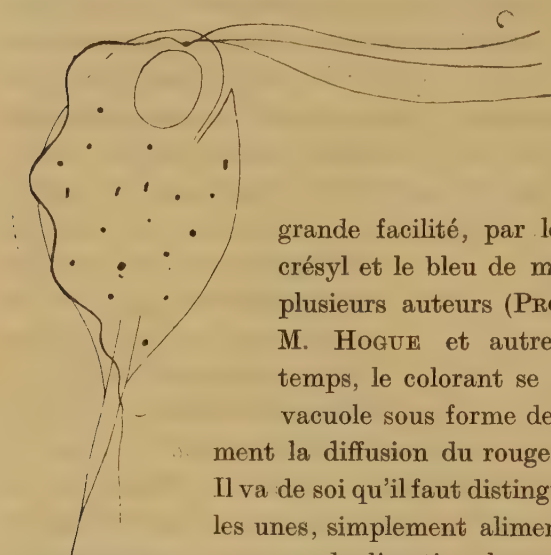


FIG. LIII. *Trichomonas batrachorum* montrant les mitochondries colorées par le vert Janus.

signalons qu'un *Trichomonas* sous l'état de trophozoïte simple peut entrer en mitose sans passer par une phase de prédivision.

Au moment de la division, tous les organites du *Trichomonas*, à l'exception de l'axostyle, abandonnent l'extrémité antérieure pour se porter en arrière dans le premier tiers ou le premier quart (fig. 242, pl. XVI). Le noyau ne manifeste aucun remaniement interne et l'axostyle apparaît, encore, en toute netteté. Il reste rectiligne ou se recourbe en crosse. Le blépharoplaste, presque toujours géminé à ce stade, vient s'appliquer contre le noyau ; c'est alors que s'achèvent généralement la fissuration longitudinale du parabasal et la poussée de la nouvelle côte et des nouveaux flagelles (y compris le postérieur). L'un des blépharoplastes-fils, celui qui porte l'ancienne côte, reste à peu près immobile, autant qu'on en peut juger sur des préparations colorées, tandis que l'autre s'éloigne en emportant avec lui un système flagellaire, une côte avec granules paracostaux et un appareil parabasal. Le déplacement s'arrête lorsque les deux grains sont arrivés aux pôles de l'ellipsoïde nucléaire. Ils restent unis par une puissante ligne chromatique (paradesmose de KOFOID et SWEZY). Les phénomènes intranucléaires sont conformes à ceux déjà décrits ; je signale l'existence d'un fuseau achromatique interne à fibres courbes très nettes.

Les grains blépharoplastiques, devenus polaires, se dédoublent ; celui qui reste attaché à la paradesmose semble bien donner insertion à l'appareil parabasal, tandis que sur l'autre se fixent côte et flagelles. Le premier fonctionne comme vrai centrosome, orientant la figure cinétique intranucléaire, tandis que l'autre joue le rôle de blépharoplaste (fig. 244, pl. XVI). Quand on en arrive à ce stade, la partie antérieure de l'axostyle présente une résorption évidente.

Nous sommes alors en pleine métaphase, les chromosomes volumineux se placent approximativement dans le plan équatorial. Comme ils se tassent les uns contre les autres, leur dénombrement devient difficile. J'en vois tantôt quatre, tantôt cinq, ce dernier chiffre étant le plus fréquent. DOBELL, chez *Trichomastix batrachorum*, en signale « environ » six ; pour KUCZYNSKI le nombre haploïde serait toujours quatre. WENRICH a bien montré que cette règle ne peut s'appliquer au *T. muris* qui possède six chromosomes. L'anaphase se déroule comme l'ont décrite les auteurs américains, aux travaux desquels je me réfère de préférence ; les mémoires de KUCZYNSKI n'ayant jamais leur sobriété et leur précision.

Brûlons quelques stades pour arriver à la télophase, au début de

laquelle on reconnaît nettement les chromosomes inclus dans les nuclei fils (fig. 245, pl. XVI). Le centrosome exerce encore son action polarisante sur les chromosomes qui convergent tous vers lui. La paradesmose, très longue, reste intacte et l'ancien axostyle se résorbe de plus en plus. Voici quelle orientation présente alors les diverses parties du *Trichomonas* ; l'une des côtes vient en avant, tandis que l'autre se dirige en arrière, ce qui revient à dire que les deux Flagellés fils sont fusionnés par leur face ventrale. Il ne faut pas généraliser cette disposition, de beaucoup la plus fréquente, il est vrai, mais non constante car les côtes ne se placent pas toujours dans deux faces opposées. Tant que les chromosomes conservent, dans les noyaux, leur individualité morphologique, le centrosome et le blépharoplaste contigus donnent bien insertion aux flagelles, à la côte et à l'appareil parabasal, mais à rien de comparable à un axostyle. A ce moment d'ailleurs, l'ancien bâtonnet axial a complètement disparu et le *Trichomonas* a un contour ellipsoïdal régulier et ne présente plus l'encoche cytostomique. Lorsque les noyaux sont revenus à l'état quiescent, on assiste à la formation des nouveaux axostyles. Peut-être s'amorce-t-elle, même, plus tôt ? Malgré la limpidité de nos images nous n'avons pu la découvrir avant ce stade. L'étude du *Trichomonas* sous cet état présente de grosses difficultés, surtout après la pratique des fixations cytologiques qui assurent la conservation de presque tous les organites. La superposition, l'intrication même des divers éléments rend la lecture des préparations très laborieuse. Afin d'échapper le plus possible à la critique, je n'ai fait appel qu'à des images très nettes ne prêtant pas à confusion. Avant de poursuivre l'exposé des faits, je crois nécessaire de rappeler brièvement la position prise par les auteurs devant cette question.

a. — L'axostyle de l'individu maternel persiste et par sa division longitudinale engendre les bâtonnets axiaux des individus fils (WENYON 1907, KOFOID et SWEZY 1915, et aussi CUTLER 1919 qui ne se prononce pas franchement).

b. — L'axostyle de l'individu maternel disparaît ; les axostyles des individus fils proviennent de la centrodsmose qui se coupe transversalement en deux moitiés (GRASSI 1904, PROWAZEK 1904, DOBELL 1908, JANICKI 1915, D. MACKINNON 1915¹, K. BELAR 1916, V. DOGIEL 1916).

c. — L'axostyle de l'individu maternel disparaît ; les axostyles des indi-

1. D. MACKINNON (1915) a supposé que la centrodsmose observée dans les formations kystiques qu'elle attribue à l'un des *Eutrichomastix* des Tipules deviendrait, après s'être rompue, l'axostyle des futurs Flagellés.

vidus fils sont des produits de l'activité blépharoplastique (KUCZYNSKI 1914, 1918 ; WENRICH 1921, ALEXEIEFF 1924).

MARTIN et ROBERTSON déclarent que l'axostyle de l'élément maternel peut se résorber, mais ils ne fournissent aucun renseignement précis sur la genèse des nouveaux axes.

Voici comment se déroule le phénomène chez *Trichomonas batrachorum*. De chaque blépharoplaste, part une courte traînée chromatique qu'un examen attentif révèle formée d'une fibre accompagnée de granules (fig. 247, pl. XVI). Un observateur non averti pourrait la confondre avec l'appareil parabasal, mais celui-ci montre une structure plus massive dans laquelle on ne reconnaît pas de filament.

L'ébauche axostylaire s'allonge beaucoup et se recourbe en cimeterre (fig. 246, pl. XVI). Sur une courte longueur, à partir du blépharoplaste, la fibrille ne porte pas de granules ; ceux-ci s'alignent assez régulièrement sur un seul de ses côtés tandis que sur l'autre s'isole peu à peu un espace hyalin qui représente la substance du futur axostyle. Les deux jeunes bâtonnets axiaux s'orientent en sens inverse.

A un stade un peu plus avancé, les granules de l'ébauche disparaissent (fig. 248, pl. XVI) et on ne voit plus nettement la fibrille. Peut-être se confond-elle avec le bord le plus chromatique du nouvel axostyle. Elle forme sûrement la desmose qui unit l'organite au blépharoplaste. *La paradesmose persiste encore et ne manifeste aucune altération.* A ce moment, on peut considérer l'organogenèse comme achevée. Les axostyles n'atteindront leur taille définitive que lentement, participant à l'accroissement général des individus fils.

Au cours de ce processus morphogène, deux faits également importants se superposent : formation d'une fibrille chromatique par le blépharoplaste, élaboration directe par des granules (?) de la substance hyaline de l'axostyle définitif.

Cette substance hyaline, plus ou moins fibreuse dans les espèces de grande taille, me semble propre aux Trichomonades et aux Flagellés de Termites qui en dérivent (*Devescovina*, *Parajoenia*, *Joenia*, etc.). Est-elle engendrée par les granules ou provient-elle de l'activité du plasma qui environne la fibrille ? Je ne puis me prononcer et d'ailleurs j'ignore la nature exacte des granules. Peut-être sont-ce des mitochondries, car j'ai constaté que les préparations où elles se présentent le mieux ont été fixées par les méthodes dites mitochondriales.

Les observations de KOFOID et SWEZY s'opposent formellement aux

miennes. J'ai toujours vu l'ancien axostyle disparaître progressivement, il ne peut donc pas se diviser pour engendrer les bâtonnets axiaux des individus fils. Mais alors, comment expliquer les images si claires, données pour *T. augusta* et *T. muris* par les auteurs précités ? J'ai l'impression qu'il s'agit, dans presque tous les cas, de superpositions ; deux axostyles placés l'un au-dessus de l'autre peuvent créer l'illusion d'une division longitudinale. WENRICH fournit une explication analogue à propos du *T. muris*. On serait heureux de connaître l'opinion que professent aujourd'hui KOFOID et SWEZY sur cette question.

L'axostyle des *Trichomonas* ne provient point de la paradesmose, celle-ci persiste alors que les jeunes baguettes axiales sont individualisées. Comment concilier ce mode de formation avec celui que décrivent GRASSI pour *Joenia*, JANICKI pour *Devescovina striata* et V. DOGIEL pour *Myxomonas polymorpha* ? Si l'on examine attentivement les figures 15 et 16 de JANICKI (1915), il ressort avec évidence que l'axostyle ne se forme pas directement aux dépens de la centrodesmose. L'ébauche des futures baguettes axiales se place sous cette desmose, mais ne coïncide pas avec elle. Peut-être que JANICKI, par une nouvelle étude, nous donnera la réponse à cette question difficile. Pour les images de DOGIEL, on peut faire une remarque analogue. GRASSI et FOÁ, dans leur pénétrante étude sur la division des *Joenia*, ont montré que le fuseau ne donne que la partie centrale de l'axostyle, la partie périphérique apparaît comme une différenciation cytoplasmique.

Nous ne pouvons également pas souscrire à l'explication de KUCZYNSKI ; l'axostyle ne dérive point de deux fibrilles et jamais nous n'avons retrouvé la structure indiquée par cet auteur chez le *Trichomonas* adulte. D'ailleurs, parmi ses très nombreuses figures, deux seules méritent, par leur netteté, de retenir l'attention (1918, fig. 85 et 86) et j'avoue ne pas y reconnaître clairement deux fibrilles. A mon avis, KUCZYNSKI a pris pour fibrille la ligne plasmatique plus sombre qui borde l'axostyle. Seuls, WENRICH et ALEXEIEFF ont rendu compte exactement des faits, mais d'une manière un peu sommaire.

Il nous reste à décrire succinctement la fin de la division. La paradesmose qui persiste pendant longtemps finit par se rompre ; les auteurs qui ne lui accordent pas un rôle dans la genèse des axostyles prétendent qu'elle disparaît. J'ai une impression toute différente : chaque tronçon de la paradesmose s'applique contre le noyau et le met en rapport direct avec le blépharoplaste qui gagne la périphérie. Le rhizoplaste des *Tri-*

chomonas adulte représente, peut-être bien, le reste de la centrodosome. J'appuie cette opinion sur l'observation de divers individus tels que ceux des figures 230, 239 et 243, planche XVI. On voit une ligne chromatique puissante partant du blépharoplaste et s'accolant à la membrane nucléaire jusqu'au pôle postérieur ; elle rappelle, par ses rapports et sa forme, la paradesmose. Nous l'avons vue libre, par perte de son adhérence avec le noyau, au moment de l'enkystement.

Ajoutons encore que le cytostome s'efface dès la métaphase ; nous n'avons pas assisté à sa reconstitution. Nous avons trouvé des grains frontaux à divers stades (voir en particulier la figure 247, planche XVI), mais nous n'avons pu suivre leur destinée tout au long du processus reproducteur.

Nombre d'auteurs assimilent la paradesmose (=blépharodesmose d'ALEXEIEFF) au fuseau achromatique des Métazoaires et en font la principale caractéristique de la mitose des Trichomonades et Hypermastigines (KOFOID et SWEZY 1919 a). Cette opinion paraîtrait inattaquable si nous ne trouvions, en dehors de cette paradesmose, un incontestable fuseau interne (vu aussi par DOBELL, KOFOID, SWEZY et WENRICH). JANICKI (1915) a bien compris la difficulté et se demande même si chez les *Trichomonas* il n'y aurait pas un centriole intranucléaire qui aurait échappé jusqu'ici à la sagacité des observateurs et le protistologue polonais rappelle qu'une telle disposition a été reconnue par HARTMANN et CHAGAS (1910) dans *Spongomonas splendida*. Pour ma part, je ne le pense pas et je suis convaincu que le centrobépharoplaste tient complètement le rôle directeur au cours de la mitose ; la polarisation de la substance nucléaire achromatique est bien son œuvre. Il ne faut peut-être pas, à tout prix, établir un parallélisme rigoureux entre les processus mitotiques des Trichomonades et des Métazoaires. Ajoutons, qu'il ne faut pas non plus trop étroitement rapprocher la division des *Trichomonas* et celles des *Trichonympha*, comme l'ont fait KOFOID et SWEZY. Dans ces Hypermastigines, la complexité des structures modifie beaucoup l'allure de la division et lui confère un caractère propre.

8. — L'ENKYSTEMENT.

Dans un mémoire tel que celui-ci, comportant en particulier une étude des *Blastocystis*, il nous paraissait tout indiqué d'y traiter le problème de l'enkystement des *Trichomonas*. Pendant fort longtemps, nous avons

cru impossible d'apporter la moindre contribution à ce sujet. Malgré des examens répétés sur des centaines de Batraciens ou de Sauriens, nous ne trouvions aucun kyste. Enfin, un matériel excellent, nous a été livré par des *Bufo vulgaris* dont le rectum contenait, presque en culture pure, des *Trichomonas batrachorum* à tous les stades (trophozoïtes, individus en division, kystes).

Peu d'études protistologiques ont engendré pareille moisson d'erreurs. Le rapide historique fourni à propos des *Blastocystis* n'en donne qu'une faible idée. On doit reconnaître que la difficulté à vaincre n'est pas mince, la coloration précise de l'adulte s'obtient assez malaisément mais cependant beaucoup mieux que celle du kyste dont le plasma épaissi s'empâte par l'hématoxyline ou la safranine. Aussi ne sera-t-on pas surpris de ne rien trouver ou à peu près rien sur l'enkystement dans l'œuvre de protistologues aussi éminents qu'ALEXEIEFF, KOFOID, JANICKI et WENRICH.

HISTORIQUE. — La liste que l'on pourrait dresser des auteurs qui se sont intéressés à ce problème serait interminable. Pour l'écourter, nous ne citerons que les travaux, parus depuis 1900, ne confondant pas *Blastocystis* et kystes de *Trichomonas*.

PROWAZEK (1904) a pris pour kystes de copulation de l'*Eutrichomastix lacertae* des mastigontes uni- et binucléés de *Proteromonas*. Dans l'un (voir sa figure 30, planche II), on reconnaît avec facilité au-dessus du noyau de gauche un paracentrosome ; dans la plupart des autres, l'appareil parabasal a été représenté avec assez de fidélité.

WENYON (1907) a trouvé, dans des excréments de Souris, certains *Trichomonas* contractés ne portant pas de membrane kystique et capables de reprendre toute leur vitalité dans une solution saline de concentration convenable. Sa figure 35 nous montre qu'il s'agit, à peu près sûrement, d'individus végétatifs qui, placés dans un milieu pauvre en liquide, commencent à dégénérer.

DOBELL (1908) a vu d'authentiques kystes chez *Trichomastix* et *Trichomonas batrachorum*. Ses observations, très judicieuses, sont incontestablement les meilleures que renferme la considérable littérature traitant de ce sujet. Nous les analyserons de près.

MARTIN et ROBERTSON (1909) ont décrit des états « de repos » chez *T. Eberthi* et *Eutrichomastix gallinarum* qui ne semblent avoir aucun rapport avec la genèse des kystes et dont nous expliquerons la formation dans un autre paragraphe.

FANTHAM (1910) paraît avoir vu exactement l'enkystement du *Trichomonas Eberthi* parasite du *Lagopus scoticus*. Il se borne à signaler la résorption des flagelles et de l'axostyle et la formation de la membrane.

D. MACKINNON (1911) a rapporté, avec doute, certains kystes à son *Eutrichomastix trichopterae* ; ils possèdent un ou deux noyaux et deux éléments cellulaires peuvent même s'y individualiser. En 1915, elle a précisé ces structures par des kystes trouvés dans l'ampoule rectale de Tipules larvaires et appartenant soit à *E. trichopterae*, soit à *E. Parisii* ; ils ne ressemblent en rien à ceux des *Trichomonas* (*Trichomastix*) de Batraciens. Les flagelles persisteraient et il y aurait une division nucléaire. Pour ma part, je ne suis pas sûr que ces éléments s'insèrent dans le cycle des Trichomonades. En tout cas, leurs structures nucléaires très massives ne sont pas caractéristiques.

ESCOMEL (1913) prétend avoir suivi l'enkystement du *Trichomonas hominis*, la division sous le kyste et la sortie des jeunes Flagellés, mais il se borne à faire ces déclarations sans les appuyer sur des observations et des figures précises.

ALEXEIEFF (1914 a) a dessiné deux kystes pris dans le rectum de l'*Haemopsis sanguisuga* et les rapporte avec doute au *Trichomonas sanguisugae*. Ils rappellent ceux qu'a décrits D. MACKINNON par leur état binucléé et la présence d'une paradesmose (?). Ils n'ont aucune ressemblance avec ceux qui ont été étudiés par DOBELL et moi-même.

KUCZYNSKI (1914) ne paraît avoir vu que les phénomènes de dégénérescence décrits par MARTIN et ROBERTSON ou tout au plus le début de l'enkystement.

LYNCH (1916) a commis une confusion grave en donnant des kystes de *Chilomastix Mesnili* comme appartenant au *Trichomonas hominis*.

BARLOW (1916) attribue à *T. vaginalis* de grandes formations (20-30 μ) plus ou moins sphériques avec 1 à 8 noyaux et en fait des kystes. Ces observations restent très sujettes à caution.

BRUG (1917) décrit d'incontestables kystes de *Trichomonas caviae* et *muris* montrant une division nucléaire.

CHATTON (1918) a vu l'enkystement des *T. muris* et *hominis*, qui sécrèteraient autour d'eux une coque hyaline tout en restant mobiles. Cette observation n'est pas accompagnée de figures et n'a porté que sur du matériel vivant.

BOYD (1918-19) a pris pour l'enkystement de *T. hominis* des phénomènes de dégénérescence si fréquents en culture.

MAYER (1920) a commis la même erreur pour le *T. muris*.

DA FONSECA (1920) dans les cæcums de la Poule signale l'existence de très petites formes « *kystoïdes* » qu'il rapporte à *T. Eberthi* ou à *T. gal-linarum*.

DE MELLO, REVEIRO et SOUSA (1923) ont probablement vu l'enkystement d'un *Eutrichomastix* de Saurien, mais ils attribuent à ce Flagellé, une morphologie extraordinaire qui ne cadre ni avec les travaux de nos prédécesseurs, ni avec les nôtres.

En résumé, seuls deux auteurs, DOBELL et BRUG, ont décrit et figuré avec quelques détails la transformation des *Trichomonas* en kystes. Il est possible, mais non certain que les travaux de D. MACKINNON et d'ALEXEIEFF se réfèrent aussi à des Trichomonades. En somme, il restait à préciser l'étude de ce phénomène et pour mieux dire à lui donner une solide base objective.

DESCRIPTION DES FAITS. — Les *T. batrachorum* qui vont s'enkyster possèdent une taille inférieure à celle des trophozoïtes normaux. Tous leurs organites se portent vers la partie centrale (fig. 249, pl. XVII); la lyse de l'extrémité interne de l'axostyle provoquant en quelque sorte l'affaissement de la portion antérieure. A ce stade, tous les éléments constitutifs apparaissent avec netteté; le rhizoplaste se voit même particulièrement bien. La côte et la membrane ondulante, devenues trop longues, s'enroulent en spire autour du Flagellé.

Un peu plus tard, la résorption de l'axostyle s'accroît; le tronçon postérieur restant se place transversalement (fig. 250, pl. XVII), de telle sorte que, dans quelques cas, il paraît sortir du cytostome. La forme générale de l'animalcule tend de plus en plus vers l'ovoïde et le noyau prend, alors, position au centre de l'élément et ne manifeste pas de changement appréciable dans sa structure interne. Au fur et à mesure que se déroule le phénomène, le plasma devient plus dense et se charge de granules puissamment chromatiques. Les flagelles antérieurs disparaissent. J'ai l'impression qu'ils tombent d'un seul coup.

A un stade plus avancé (fig. 251, pl. XVII), l'axostyle est complètement résorbé, mais le parabasal conserve encore la même structure et se tient contre le noyau. La membrane ondulante s'est affaissée; le flagelle traînant, la côte et ses granules partiellement lysés forment un tout qui paraît rigide et se détache du *Trichomonas* en simulant, assez vaguement, le flagelle traînant et rubanné d'une *Devescovina*. J'ai étudié ce stade

très caractéristique, dans plusieurs préparations, sur un grand nombre d'individus (fig. 252, 253, 254, pl. XVII). L'appareil parabasal, toujours fixé au centrobépharoplaste, s'arrondit et pourrait être confondu avec quelque micronucleus si l'on n'en connaissait pas l'origine. On n'y reconnaît plus distinctement les deux substances chromophile et chromophobe ; sa périphérie devient croûteuse et très chromatique, tandis que sa région centrale se colore en gris foncé.

Le *Trichomonas* diminue progressivement de taille. Son plasma atteint une grande compacité et renferme des granules chromatiques dont le nombre va croissant (fig. 255, pl. XVII). Finalement, le flagelle postérieur et ses annexes tombent, le kyste est presque constitué. Le noyau ellipsoïdal ne montre pas de caryosome central, sa chromatine forme des blocs irréguliers accolés à la membrane nucléaire épaissie. L'appareil parabasal, au contact même du noyau, conserve la structure déjà décrite et se transforme en une sphère parfaite. Contre lui, on découvre le centrobépharoplaste invisible dans certains cas. Peu à peu, à la périphérie du Protozoaire, se différencie une membrane passablement épaisse (fig. 256, pl. XVII). Les kystes mûrs dont la forme varie de l'ellipsoïde à l'ovoïde mesurent de 8 à 10 μ de long sur 5,5 à 7 μ de large.

A côté de cette évolution normale, j'ai observé divers stades que je tiens pour anormaux. Je citerai le cas de *Trichomonas* de grande taille, avec côte et granules paracostaux fusionnés, dépourvus de tout axostyle ; il s'agit vraisemblablement d'un début d'enkystement, avec dissolution précoce de la baguette axiale. D'autres fois, c'est l'inverse, dans de petits individus fort grêles, on ne voit plus trace de l'appareil flagellaire, mais l'axostyle persiste (fig. LIV). En somme, ces anomalies peuvent s'expliquer par une asynchronie dans la résorption des divers organites.

Qu'advient-il des kystes ? Je l'ignore, je n'ai pu en avoir des quantités suffisantes pour tenter des infestations expérimentales d'animaux non contaminés. J'espère pouvoir aborder prochainement cette étude, dans des conditions meilleures que naguère, et obtenir des résultats positifs.

La description de DOBELL, fort succincte, se révèle



FIG. LIV. *Trichomonas batrachorum* en voie d'enkystement (?), sans flagelle, ni membrane ondulante. Subl., ac. tri. H.

sur plusieurs points en désaccord avec nos observations. La mise en œuvre de techniques différentes (le professeur anglais use du liquide de Schaudinn; je n'emploie que des fixateurs mitochondriaux: Champy, Flemming sans acide acétique...) explique, dans une certaine mesure, les divers aspects de la structure nucléaire. D'après DOBELL, l'axostyle disparaît d'arrière en avant, nous pouvons affirmer, et nos images l'attestent, que la résorption se fait toujours d'avant en arrière comme au cours de la division. Jusqu'ici, nous n'avons vu qu'un seul blépharoplaste au contact du noyau; DOBELL, au contraire, en figure deux. Peut-être que l'un d'eux correspond à l'appareil parabasal, à moins qu'il ne s'agisse d'une mitose dont l'allongement nucléaire, signalé par ce même auteur, serait le prélude.

Dans le travail de BRUG, nous lisons que dans les kystes des *Trichomonas muris* et *caviae*, on trouve des traces de la membrane ondulante et de la côte. Cette persistance nous paraît fort extraordinaire, mais n'ayant pas travaillé sur les mêmes espèces nous nous garderons de formuler une appréciation définitive. La division nucléaire décrite par BRUG existe, vraisemblablement, dans tous les kystes.

Quant au déterminisme de l'enkystement, il reste aussi mystérieux. Mes diverses tentatives, faites sur les Batraciens et très analogues à celles que j'ai décrites pour *Proteromonas lacertae*, n'ont abouti qu'à des échecs. Il est de première importance de se rappeler que l'on trouve côte à côte des trophozoïtes, des individus se divisant et des individus s'enkystant. L'action du milieu ne saurait donc être le seul agent déterminant la formation des kystes; la constitution interne du Protozoaire joue probablement un rôle prépondérant.

ESPÈCES NOUVELLES OU MAL CONNUES.

Trichomonas anatis (KOTLÀN 1923)

Monas anatis pro parte C. DAVAINÉ (1875). — *Monocercomonas anatis*
pro parte GRASSI (1879). — *Tetratrichomonas anatis* KOTLÀN (1923).

Les travaux relatifs aux Flagellés intestinaux des Oiseaux sont rares et la littérature scientifique ne comporte qu'un mémoire de valeur, celui de MARTIN et ROBERTSON (1911) sur les Trichomonades de la Poule. KOTLÀN (1923) a publié une note sur les Flagellés du Canard; il néglige l'étude cytologique et se contente de décrire sommairement

quelques espèces nouvelles et d'en donner des figures schématiques. Nous indiquons, plus loin, la liste des Flagellés trouvés par KOTLÁN ; moins heureux que lui nous n'avons rencontré que le *Trichomonas anatis*, des formes *Eutrichomastix* et l'*Octomitus* qui n'appartient pas à l'espèce *intestinalis* que je connais bien, je propose de l'appeler *Kotlani*¹.

Le *T. anatis*, tantôt fuselé, tantôt piriforme, mesure de 9 à 15 μ de long, axostyle non compris. KOTLÁN lui assigne des dimensions beaucoup plus considérables (longueur jusqu'à 27 μ). Les images diagrammatiques fournies par cet auteur donnent l'impression d'animaux gonflés à la suite d'une fixation insuffisante (remarquer en particulier le blépharoplaste, l'axostyle et le noyau). La largeur va de 4 μ 5 à 8 μ .

Le blépharoplaste se présente tout à fait à l'extrémité antérieure du corps et porte quatre flagelles libres quelque peu inégaux ; plus longs que le corps chez les petits individus, de la même longueur chez les grands. La membrane ondulante décrit de larges sinuosités. Elle est doublée d'une côte plutôt grêle et d'une ligne de grains paracostaux. L'appareil parabasal, le plus souvent recourbé en S (fig. 277, pl. XVIII), surplombe le noyau. Celui-ci, de forme ellipsoïdale, se rattache au grain basal par un rhizoplaste (fig. 276, pl. XVIII) ; avec les fixateurs osmiques sa chromatine apparaît sous forme de petits blocs épars dans la caryolympe.

Je n'ai pas reconnu à l'axostyle la nature fibrillaire que lui attribue KOTLÁN. Cet organite a un développement moyen et passe sur le côté dorsal du noyau.

Le plasma est le plus souvent bourré d'enclaves variées : grosses vacuoles que colore en rose vif le rouge neutre et dans lesquelles on ne voit aucun contenu solide et vacuoles plus petites avec particules alimentaires (Bactéries). Sur le bord ventral, à peu de distance du blépharoplaste, on aperçoit un cytostome étroit.

Cette espèce s'apparente de près au *T. gallinarum*, néanmoins elle s'en sépare par quelques caractères : taille plus considérable, axostyle plus développé (MARTIN et ROBERTSON ne le figurent pas dans le trophozoïte de *T. gallinarum*), cytoplasme encombré d'enclaves constantes. Comme l'a remarqué KOTLÁN, *T. anatis* rappelle *T. Prowazeki* par son plasma et le nombre de ses flagelles, mais ne se confond nullement avec lui ; chez *T. Prowazeki*, parasite des Batraciens, l'appareil parabasal qui

1. Le *Trichomonas Eberthi* qui se trouverait dans le Canard n'est pas une espèce de MARTIN et ROBERTSON (1911), elle a été créée par LEUCKART (1864) qui la faisait entrer dans le genre *Suenolophus*.

n'avait pas été vu jusqu'ici est très développé et s'étend jusqu'au pôle postérieur du noyau. Les flagelles manifestent une inégalité de taille constante, beaucoup plus prononcée que celle signalée pour le *T. anatis*.

J'ai observé, en grand nombre, de petites formes à flagelles libres appartenant sûrement au cycle de cette espèce.

***Trichomonas lacertae*, PROWAZEK 1904**

Trichomonas (Trichomastix) mabuiae DOBELL (1910) (?).

Cette belle espèce se rencontre très rarement dans le rectum des Lacertiens. Aussi, en dehors de la description originale, ne trouve-t-on à peu près rien à son sujet dans la littérature scientifique. DOBELL (1910) a nommé *Trichomonas mabuiae* un parasite de *Hemidactylus Leschenaultii* et de *Mabuia carinata*, Lézards de Ceylan. Malgré la sécheresse de la description, on peut reconnaître, en s'aidant de la figure qui accom-

pagne le texte, un *Trichomonas* très analogue, sinon identique, à celui que nous étudions ici même. DOFLEIN (1916) met *T. lacertae* en synonymie avec *Eutrichomastix lacertae* et en donne une excellente image d'après une préparation de KUHN. ESCOMEL (1925) le signale dans l'intestin d'un Lézard du Pérou : *Phyllodactylus gerrhopygus*.

L'étude de PROWAZEK a été faite sur des individus pris dans l'intestin de *Lacerta muralis*. La nôtre porte sur du matériel provenant du Lézard vivipare (*Zootoca vivipara*)¹.

Chaque fois que j'ai trouvé cette espèce, elle était en très grand nombre et toujours associée à des *Proteromonas lacertae*. D'une élégante forme élancée, elle se termine en arrière par une pointe effilée, se

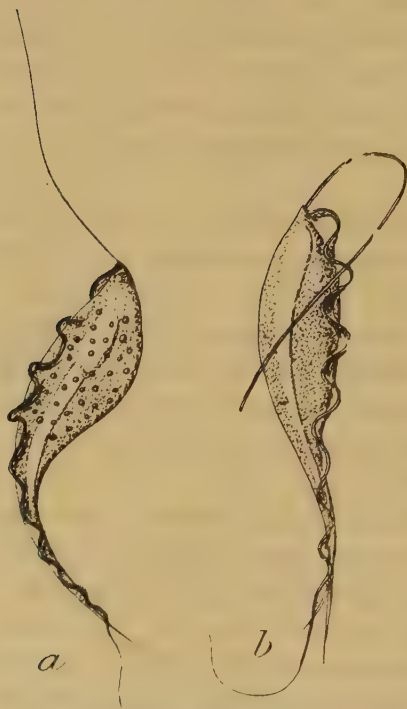


FIG. LV. *Trichomonas lacertae*, d'après le vivant (*Zootoca vivipara*).

1. Capturé au Mont-Dore (Puy-de-Dôme) ou aux environs de Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées).

courbe, le plus souvent, régulièrement (fig. LV a) et montre un aplatissement dont l'importance s'observe sur les vues de face (fig. 267, pl. XVII). L'axostyle réfringent se voit bien sur le vivant ; postérieurement, il se détache du cytoplasme qui accompagne la côte avec la membrane ondulante (fig. LV b). La taille varie entre 15 et 26 μ de long sur 5 à 6 μ de plus grande largeur ; le plus souvent, l'épaisseur ne dépasse pas 2 μ 5. Le plasma de quelques individus contient en grande quantité, des sphérules réfringentes (fig. LV a) ; je n'y ai pas vu de vacuoles alimentaires.

La nage de *Trichomonas lacertae* est assez rapide. Saccadée, sautillante, elle rappelle celle des *Eutrichomastix*. La membrane ondulante a des mouvements extrêmement rapides et puissants. Les flagelles antérieurs s'accolent en un faisceau qui bat de haut en bas à la manière d'un fouet (fig. LV b).

Sur les préparations fixées et colorées, on découvre un gros centroblépharoplaste sphérique en relation avec tous les organites de l'animalcule et situé à peu de distance de l'extrémité antérieure. Les flagelles libres, au nombre de trois, sont d'égale longueur (de 11 à 15 microns) ; le flagelle postérieur est épais, il s'attache au corps par une membrane ondulante et décrit de six à huit festons ordinairement bien saillants, son extrémité libre est courte et ne mesure pas plus de 3 à 4 μ . Une côte, de courbure régulière et de force moyenne, double la membrane ondulante ; elle ne se termine pas au contact de l'axostyle, mais entraîne du plasma hors du corps (fig. 264, 266, pl. XVII).

L'appareil parabasal part directement du blépharoplaste et s'étend en arrière, dorsalement par rapport au noyau. Il a la forme d'un bâtonnet rectiligne ou arqué mesurant de 3 à 5 μ de long sur 0 μ 4 à 0 μ 5 de large (fig. 264, 265, 266, pl. XVII).

Le noyau, remarquable par son allongement, doit être compris comme un ovoïde comprimé latéralement, sorte de dragée dont l'extrémité antérieure serait plus aiguë que la postérieure. Il contient un petit caryosome et beaucoup de granules chromatiques. Il est placé sur la gauche de l'axostyle. Un fort rhizoplaste, déjà vu par PROWAZEK, l'unit au centroblépharoplaste ; parfois ce filament paraît provenir de l'étirement de l'extrémité nucléaire antérieure fixée au grain basal (fig. LVI) et serait alors



FIG. LVI. *Trichomonas lacertae* dont le noyau paraît s'insérer directement sur le blépharoplaste. Va p. os. Fl. H. E. Vert-lumière (*Zootoca vivipara*).

l'équivalent du suspenseur que l'on trouve chez les *Pyrsonympha*.

L'axostyle bien développé s'étudie avec facilité ; sa partie antérieure se renfle en massue ; en arrière, il se termine en pointe acérée sortant du corps cellulaire, sans aucun revêtement cytoplasmique. Sa courbure coïncide généralement avec celle du corps. Sa tête (portion antérieure renflée) arrive dans presque tous les cas au contact même du centrobipharoplaste ; pour peu qu'ils soient séparés, on voit une fine desmose (fig. 266, pl. XVII) allant de l'un à l'autre. Il est constitué par une substance hyaline, homogène, dans laquelle il y a des granules, fortement chromatiques, résistants à l'acide acétique. Dans la portion tubulaire de l'axostyle, on trouve des granules à partir du quart ou du tiers postérieur. Ils se disposent tout d'abord sur une seule file (fig. 264, pl. XVII), puis sur deux ; enfin dans la tête, ils se répartissent régulièrement à la périphérie et d'une façon assez quelconque dans le centre (fig. 266, pl. XVII). Parfois aussi, il n'y a que deux files dans la tête (fig. 264 et 265, pl. XVII). L'axostyle, non loin de son point d'émergence, est entouré d'une ou deux bagues chromatiques (fig. LVII et fig. 264, pl. XVII) ; quelquefois, en plus des bagues existe un manchon de plasma plein de grains chromatiques ; Le cytoplasme, homogène et finement granuleux, ne m'a jamais montré d'enclaves alimentaires ; les sphérules réfringentes vues sur le vivant se colorent par l'éosine après fixation.

La description précédente diffère, en plus d'un point, de celle de PROWAZEK qui ne signale ni l'aplatissement du Protozoaire, ni la présence des grains endoaxostyliques, mais décrit des grains souscostaux et la phagocytose de proies (débris de cellules, Bactéries) colorables par le rouge neutre. De ces divergences doit-on conclure à l'existence de deux espèces ? Si l'on s'en rapportait uniquement aux images de PROWAZEK, on se prononcerait en faveur de la dualité, mais leur manque de netteté ne permet pas de juger définitivement le dilemme. D'autre part, les techniques cytologiques donnent des aspects (les seuls exacts) si différents de ceux que fournissent les méthodes ordinaires qu'il y a lieu de faire encore d'autres réserves. Le *T. lacertae* représenté par DOFLEIN paraît bien être le même que le nôtre. Toutefois, ses



FIG. LVII. *Trichomonas lacertae*; extrémité postérieure avec deux bagues périaxostyliques Vap. os., Fl. H. E. Vert-lumière (*Zootoca vivipara*).

flagelles sont nettement plus longs. Il sera donc prudent de ne pas créer un nouveau nom qui se rapporterait, après tout, à une espèce douteuse.

Le *Trichomonas lacertae*, tel que nous l'observons chez le Lézard vivipare, se rapproche incontestablement du *T. augusta* des Batraciens anoures : même forme générale, même structure de l'axostyle, même mode de nutrition. Néanmoins, il s'agit de deux espèces distinctes ; chez *T. augusta* la côte est plus robuste, les grains endoaxostyliques moins nombreux et plus gros, les bagues périaxostyliques beaucoup plus développées.

Nous n'avons pas assisté à la division que PROWAZEK dit être analogue à celle de l'*Eutrichomastix*. Cet auteur note que l'axostyle se raccourcit. Nous avons vu des individus à centroblépharoplaste divisé et dont le complexe noyau-flagelles commençait à émigrer dans la profondeur du plasma (fig. 265, pl. XVII). PROWAZEK a observé la formation de somatelles.

Trichomonas Alexeieffi, n. sp.

Cette grande espèce habite le rectum de l'Orvet (*Anguis fragilis*) où elle est passablement commune¹.

Elle affecte, soit la forme d'une olive, soit celle d'une poire dont le petit bout serait tourné en avant et ne montre aucune trace d'aplatissement. Son extrémité antérieure porte, parfois, des plissements longitudinaux (fig. LVIII a) et manifeste une métabolie assez accentuée. La taille de ce *Trichomonas* varie entre 15 et 30 μ de long (axostyle non compris) sur 12 à 18 μ de large.

Le cytoplasme, légèrement verdâtre sur le vivant, contient, d'une façon à peu près constante, des vacuoles sphériques et rosées. Nombreuses et volumineuses, elles encombrement souvent le corps du Flagellé au point de le distendre (fig. LVIII b). Le rouge neutre les colore électivement en rouge cerise et y provoque la précipitation de granules rubis ; le bleu brillant de crésyl leur communique une teinte bleu clair ou violet

1. Voici la liste des Protistes intestinaux trouvés, par nous, chez des Orvets provenant des environs de Paris, de Tonnerre (Yonne) et du Vaucluse : *Trichomonas Alexeieffi*, *Trichomonas (Eutrichomastix) colubrorum*, *Embado-monas saurarum* n. sp., *Entamoeba lacertae*, *Eimeria Railleti*, *Blastocystis enterocola*.

Signalons, tout particulièrement, un *Bacillus* du type *flexilis*, flexible, fin et extrêmement long, dépassant souvent 200 μ .

Le *Basidiobolus lacertae* abonde dans le rectum.

rose. Le cytoplasme les entraîne dans son incessant mouvement de cyclose.

Trichomonas Alexeieffi nage lentement, majestueusement, s'il est

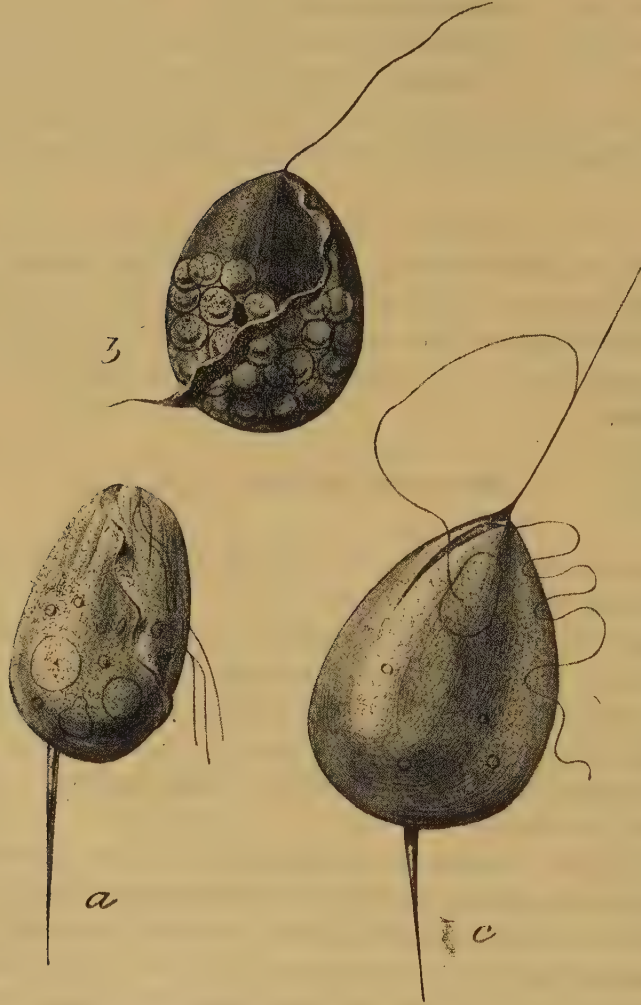


FIG. LVIII. *Trichomonas Alexeieffi* d'après le vivant.

permis de s'exprimer ainsi à propos d'un tel animalcule. Les flagelles antérieurs s'unissent presque toujours en un pinceau et dépassent généralement la longueur du corps. La membrane ondulante, souvent placée en écharpe le long de l'animal, n'atteint plus l'extrémité postérieure chez

les gros individus (fig. LVIII c). A la base des flagelles, s'ouvre un cytostome étroit.

Sur les préparations fixées et colorées, le noyau volumineux et ellipsoïdal montre un petit caryosome et de la chromatine pulvérulente (fig. 268, pl. XVII). Sous la côte, plutôt faible, on peut voir une ligne de grains chromatiques (fig. 270, pl. XVII). Le flagelle qui borde la membrane ondulante est mince et ne décrit qu'un petit nombre de sinuosités. L'appareil parabasal, placé entre le noyau et la côte ne présente aucune particularité. L'axostyle, régulièrement incurvé, s'effile très progressivement et sort du corps sans être revêtu d'une pellicule plasmatique. Il est constitué par une substance hyaline et ne renferme aucune partie colorable.

Dans le cytoplasme nous avons mis en évidence des sphérules (fig. 269, pl. XVII) dont nous faisons des mitochondries ; elles semblent bien correspondre aux corpuscules colorés vitalement par le vert Janus, dans d'autres espèces, et se répartissent surtout dans les deux tiers antérieurs. Du centrobépharoplaste, part un arc de grains frontaux (fig. 268, pl. XVII). Les vacuoles dont j'ai parlé plus haut possèdent, après fixation osmique, une forte sidérophilie et se teignent uniformément en noir (fig. 268, pl. XVII) ; après fixation acétique, elles paraissent vides et plus claires que le plasma qui les environne (fig. 271, pl. XVII). Je ne les interprète pas comme des enclaves alimentaires, car elles ne contiennent aucune particule solide (débris cellulaires, Bactéries) ; elles résultent d'une activité métabolique dont le sens m'échappe. Elles sont surtout nombreuses et grosses chez les individus de grande taille, probablement âgés.

Le *Trichomonas Alexeieffi*, par sa forme générale et son plasma vacuolisé, ressemble au *Trichomonas Prowazeki*, mais il ne possède que trois flagelles. Je me suis demandé s'il ne correspond pas au *T. lacertae* tel que l'a décrit PROWAZEK dans les *Lacerta muralis* ; tout bien pesé, je ne le crois pas, certains détails de structure indiqués par l'auteur allemand ne peuvent pas lui être attribués.

CHAPITRE IX

Le genre **EUTRICHOMASTIX**, KOFOID et SWEZY 1915

Monocercomonas pro parte GRASSI (1879). — *Trichomastix* BLOCHMANN (1884).

CYTOLOGIE ET RAPPORTS AVEC LE GENRE *Trichomonas*.

Plusieurs auteurs (DOBELL, DOFLEIN, PARISI, CHATTON, DUBOSCQ et GRASSÉ) ont contesté la valeur de ce genre ; nous montrerons qu'il ne saurait être conservé avec sa signification actuelle. Nous donnerons trois sortes de preuves : morphologiques, physiologiques, ontogéniques.

1. — Etude cytologique de l'*Eutrichomastix colubrorum* (HAMMERS 1844).

Bodo colubrorum HAMMERSCHMIDT (1844). — *Monocercomonas coronellae* GRASSI (1879). — *Trichomastix lacertae* BLOCHMANN (1884). — *Trichomastix viperæ* LÉGER (1904). — *Monocercomonas colubrorum* DOFLEIN (1901). — *Trichomastix serpentis* DOBELL (1907). — *Trichomastix mabuia* DOBELL (1910). — *Eutrichomastix serpentis* KOFOID et SWEZY (1915). — *Trichomastix saurii* DA FONSECA (1917). — *Eutrichomastix saurii* DA FONSECA (1920).

Le *Bodo colubrorum* découvert par HAMMERSCHMIDT, dans le rectum d'un *Tropidonotus natrix*, appartient incontestablement au genre *Eutrichomastix* et constitue l'espèce-type. Les figures qui accompagnent le texte de cet auteur ne manquent pas de fidélité, elles représentent bien la forme générale de l'animalcule porteur de deux fouets. C'est qu'en effet, sur le vivant, il donne l'illusion de ne posséder que deux flagelles : l'un traînant, l'autre dirigé en avant, résultant de l'accolement des trois flagelles antérieurs. Pour lever tous les doutes, j'ai étudié la faune rectale de plusieurs *Tropidonotus natrix* ; tous contenaient des *Eutrichomastix* morphologiquement identiques à ceux des autres Ophidiens.

Peut-être trouvera-t-on téméraire la mise en synonymie des parasites des Lézards avec ceux des Serpents. Les partisans de la spécificité parasitaire verront d'un mauvais œil cette simplification, mais je puis les assurer que je ne l'ai effectuée qu'en connaissance de cause. Malgré de soigneuses recherches, je n'ai pas découvert le moindre caractère constant permettant de séparer le Flagellé des Sauriens de celui

des Ophidiens. J'irai même plus loin, il m'est arrivé d'apercevoir plus de différences dans la forme générale et la longueur des flagelles entre les individus d'un même hôte qu'entre ceux d'hôtes appartenant à des genres très éloignés. L'infestation expérimentale, par ingestion d'excréments, s'obtient facilement de Saurien à Saurien, par exemple de Caméléon à Gecko. Je ne l'ai pas tentée de Serpent à Lézard.

Je crois tous ou presque tous les Saurophidiens capables d'héberger l'*Eutrichomastix colubrorum*. Je l'ai rencontré dans toutes les espèces que j'ai eues à ma disposition, à savoir : Sauriens : *Lacerta muralis*, *L. viridis*, *L. ocellata*, *Zootoca vivipara*, *Tropidosaurus algirus*, *Tarentola mauritanica*, *Acanthodactylus pardalis*, *Chalcides lineatus*, *Anguis fragilis*, *Chamaeleo vulgaris* ; Ophidiens : *Coluber scalaris*, *Coelopeltis insignitus*, *Tropidonotus viperinus*, *T. natrix*, *Coronella austriaca*, *C. girundica*. Il paraît répandu sur toute la terre : Amérique (Californie, KOFOID et SWEZY ; Brésil, DA FONSECA ; Pérou, ESCOMEL) ; Europe, Afrique, Asie (Ceylan, DOBELL).

Si l'on néglige les notules des premiers auteurs (HAMMERSCHMIDT, GRASSI, KUNSTLER, BLOCHMANN), il faut arriver à PROWAZEK (1904) pour trouver une étude poussée de ce Protozoaire ; étude qui, malheureusement, abonde en erreurs. DOBELL (1907) fournit un intéressant mémoire sur l'*Eutrichomastix* d'un *Boa*, et en 1915, KOFOID et SWEZY ont décrit la division. Notre connaissance cytologique des *Eutrichomastix* comportait de nombreuses lacunes ; nous avons pu les combler.

La taille de ces Flagellés varie dans des proportions considérables ; dans un même hôte, il n'est pas exceptionnel de rencontrer côte à côte des individus de 4 μ et de 20 μ de long. La taille moyenne atteint une douzaine de μ (pointe axostyloïde non comprise), sur 6 à 7 μ de large. Les dimensions des flagelles ne sont pas fixes, mais d'une façon générale, on peut dire que les antérieurs, égaux entre eux, dépassent de peu la longueur du corps et que le postérieur mesure environ le double. Les petits individus portent des fouets relativement plus développés que ceux des grands. L'*E. colubrorum* se présente sous un aspect fusiforme ou piri-forme, il peut être globuleux comme très grêle. Le fouet postérieur décrit une ou plusieurs spires autour du corps.

Les flagelles partent d'un blépharoplaste simple ou géminé (fig. 278 à 283, pl. XVIII). Mes observations concordent avec celles de DOBELL et de KOFOID et SWEZY. Je n'ai pas vu le dispositif décrit par PRO-

WAZEK ; en avant, un gros grain résultant de la fusion intime de trois granules donnerait insertion aux trois flagelles antérieurs ; au-dessous, plus près du noyau, sur un autre grain, se fixerait le fouet traînant. Le blépharoplaste se relie au noyau par un rhizoplaste facile à mettre en évidence.

L'appareil parabasal n'a jamais été décrit chez les *Eutrichomastix*¹. Il se présente comme chez les *Trichomonas* ; c'est une petite masse, à peu près cylindrique, se fixant au blépharoplaste soit directement, soit par l'intermédiaire d'un filament ténu. Le plus souvent, il coiffe le noyau (fig. 278, 280 et 281, pl. XVIII) ; mais il peut s'étendre, en arrière, le long de l'axostyle (fig. 279, pl. XVIII) et a alors la forme que nous lui connaissons chez les *Trichomonas*. Je ne suis pas parvenu à distinguer nettement ses deux substances.

Le noyau sphérique ou ovalaire contient un caryosome assez volumineux et très peu de chromatine périphérique. Dans les préparations un peu surfixées par l'acide osmique, on s'aperçoit que le noyau repose dans une sorte de cône creux, très vivement coloré par l'hématoxyline (fig. 287, pl. XVIII) ; cette cupule s'emboîte dans l'axostyle qui s'évase en arrière du noyau. J'ai mis longtemps à débrouiller cette structure, apparente seulement sur les préparations les mieux réussies. Mais, m'objectera-t-on, ces observations contredisent toutes les données de vos devanciers qui décrivent l'axostyle comme une tige hyaline se terminant au contact même du centrobépharoplaste. Pas le moins du monde ! L'axostyle s'évase bien pour recevoir le cône sous-nucléaire, mais se prolonge par les côtés comme pour atteindre au grain basal (fig. 283, pl. XVIII). Le plus souvent, on ne voit ni le cône ni le calice, d'où l'impression qu'il donne d'une simple tige. Rappelons que DOBELL a eu, pour ainsi dire, le pressentiment de cette structure lorsqu'il écrivit : « Cet axe traverse le nucleus pour atteindre la base des flagelles ou bien le longe de près. »

Jusqu'ici, un dispositif aussi compliqué n'a été signalé que chez les Flagellés des Termites : *Parajoenia*, *Joenia*. Avec le professeur DUBOSCQ, nous observons chez *Devescovina Hilli* un cône sous-nucléaire qui pénètre, lui aussi, dans le bâtonnet axial. Chez *Parajoenia*, l'axostyle qui s'épanouit en calice, pour recevoir le nucleus, envoie des prolongements latéraux dont l'union avec le blépharoplaste n'a pas été précisée par JANICKI. Le

1. ALEXEIEFF (1924) a décrit chez *E. motellae* des grains périnucléaires formant une sorte de parabasal. En réalité, il s'agit de grains frontaux tassés les uns contre les autres.

diagramme LIX montre les rapports de l'axostyle, du noyau et du parabasal dans notre espèce.

Eutrichomastix colubrorum porte, sur le côté ventral, une incisure étroite et profonde qui représente le cytostome.

Le cytoplasme, verdâtre sur le vivant, contient des vacuoles en nombre variable ; quelques-unes renferment un granule. Pour PROWAZEK et DOBELL, la nourriture de l'*Eutrichomastix* consiste en microbes. Bien que ce Flagellé soit doué du pouvoir de phagocytose, je crois qu'il se



FIG. LIX. Diagramme montrant les rapports existant entre le noyau et les divers organites de l'*Eutrichomastix colubrorum*.

nourrit par osmose. L'absence d'inclusions cytoplasmiques rappelant des Bactéries me confirme dans cette opinion. D'autre part, CHATTON (1918) a pu obtenir en culture pure l'*E. colubrorum* des Geckos, en utilisant la gélose au sang comme milieu nutritif. Des parasites, probablement des *Sphaerita*, envahissent le plasma des *Eutrichomastix* (fig. 278, pl. XVIII) et au début de leur développement peuvent être confondus avec des microbes englobés. Signalements, en outre, la présence de granules épars dans le cytoplasme et dont beaucoup sont, comme l'a déjà reconnu REICHENOV (1918), de nature métachromatique.

Sous le périplaste, à peu près au niveau du noyau, on découvre une large couronne de granules que j'homologue aux grains frontaux signalés, ici même, dans plusieurs autres genres ; ils paraissent avoir échappé à l'attention de tous les chercheurs. Ils se rangent, ordinairement, sur trois, quatre ou cinq assises (fig. 278, 280 et 284, pl. XVIII) ; ils peuvent aussi s'étendre sur toute la partie antérieure du Flagellé (fig. 285, pl. XVIII) ; parfois, peu nombreux, ils se localisent en avant du noyau (fig. 286, pl. XVIII). Les grains frontaux, si remarquablement développés dans cette espèce, sont bien conservés par les fixations osmiques, mais ils résistent aussi à l'acide acétique. Ils se colorent par l'hématoxyline, mais ne possèdent pas une grande affinité pour ce réactif, l'éosine les teint en pourpre vif.

En somme, l'étude cytologique ne nous révèle aucune différence essentielle avec les *Trichomonas*. La disposition particulière de l'axostyle peut, tout au plus, être regardée comme un caractère spécifique et il n'est pas prouvé qu'on ne la retrouvera pas, quelque jour, chez certaines Trichomonades. Un seul organite manque, la côte, mais nous savons que

son existence paraît étroitement liée à l'accolement du flagelle postérieur le long du corps.

Nous avons eu l'occasion d'étudier d'autres espèces d'*Eutrichomastix* : *E. motellae* de *Motella tricirrata*, *E. batrachorum* (très rare) de *Bufo vulgaris* et *E. trichopterae* des larves de *Tipules*. Dans toutes, nous avons retrouvé des structures analogues, sauf peut-être dans la dernière. L'axostyle de *E. trichopterae* reste toujours très grêle et rappelle celui des *Monocercomonas* qui parasitent les mêmes larves ; il s'attache sur l'un des deux grains basaux. L'appareil parabasal, bien développé, passe obliquement sur l'un des côtés du noyau (fig. 289, 290, pl. XVIII) ; le flagelle traînant dépasse de peu, en longueur, les fouets antérieurs. Cette espèce diffère de toutes les autres ; BELAR qui doutait de sa valeur se trompait bien. Nous avons observé ses kystes, qui ne ressemblent pas à ceux qui ont été figurés par D. MACKINNON, ils sont sphériques, ne possèdent qu'un noyau et montrent nettement l'appareil parabasal.

2. — Influence du milieu sur les *Eutrichomastix* et les *Trichomonas*.

L'existence de couples de Flagellés, tels que *Trypanosoma-Herpetomonas*, *Cryptobia-Bodo*, *Trichomonas-Eutrichomastix* ne laisse pas d'être très remarquable et a déjà frappé l'esprit de certains biologistes, parmi lesquels il convient de citer d'ARCY W. THOMPSON. Dans ces couples, l'un des genres diffère de l'autre par la possession d'une membrane ondulante résultant de l'accolement d'un flagelle le long du corps.

Les Trypanosomes, mis en culture ou arrivés dans le tube digestif de leur hôte intermédiaire, libèrent leur flagelle et deviennent de véritables Herpétomonades capables de subir la transformation inverse (transformation s'opérant suivant des modalités variables, comportant des phases de multiplication par scissiparité [voir en particulier CHATTON 1913]). DORIS MACKINNON (1910) a montré qu'à un certain stade du développement de l'*Herpetomonas* le flagelle peut adhérer au corps, soulevant le plasma, pour former une pseudo-membrane ondulante.

Pour les *Bodo-Cryptobia*, les observations sont moins précises et beaucoup moins nombreuses. Dès 1902, SENN a interprété les *Cryptobia* sanguicoles comme étant des *Bodo* modifiés par le parasitisme. ALEXEIEFF (1909 b) a observé un *Bodo* sp. libre dont le flagelle postérieur reste généralement attaché au corps, mais peut facilement s'en séparer. MATHEY

(1923) a observé des *Cryptobia heliciis* vivantes, à deux flagelles libres.

DOBELL (1907), suivant la dégénérescence de l'*E. colubrorum* du *Boa*, constate que le flagelle traînant peut adhérer au corps et dans ce cas, dit-il, rien ne distingue plus l'*Eutrichomastix* d'un *Trichomonas*. Néanmoins, dans son mémoire sur les Protistes parasites des Batraciens, il conserve les deux genres. Dans son traité classique, DOFLEIN les réunit, mais n'apporte aucune preuve expérimentale de leur identité ; il se contente de déclarer que le flagelle postérieur a la possibilité, selon les circonstances, de se coller ou de se détacher du corps. CHATTON (1920) démontre, par la culture, le passage du *Trichomonas caviae* à la forme *Eutrichomastix* (la transformation étant reversible) et conclut que « la distinction des deux genres est on ne peut plus caduque ». DUBOSQ et GRASSÉ (1924 b), étudiant l'évolution de *Janickiella Grassii* de *Calotermes flavicollis*, établissent que ce Flagellé passe par un stade *Eutrichomastix* pour aboutir à une forme *Trichomonas* prise, tout d'abord par eux (1923), pour une espèce autonome (*T. Dogieli*).

Divers auteurs ne partagent pas cette opinion et continuent à admettre l'existence de deux genres. MARTIN et ROBERTSON (1911) prétendent qu'ils ont pu établir les trois espèces de *Trichomonas* et *Trichomastix* du cæcum des Poules en obtenant des infestations expérimentales pures chez les Poussins ; mais ils ne nous disent absolument rien sur les méthodes mises en œuvre. Le fait de ne trouver dans un intestin que la forme *Trichomastix* n'implique point, contrairement à l'opinion de KUCZYNSKI (1914), que celle-ci ne soit pas capable de se transformer en *Trichomonas*. ALEXEIEFF (1914 b) estime que la présence de la côte et l'épaississement du flagelle adhérent constituent des caractères propres aux *Trichomonas* et suffisants pour leur assurer une autonomie complète. Ces objections ne portent guère, la côte apparaît comme une formation contingente qui se développe après l'accolement du flagelle, soit par dédoublement de celui-ci, soit par prolifération du blépharoplaste. Tant qu'à l'épaississement du flagelle adhérent, il est sujet à de telles variations que nous ne voyons pas en quoi il peut s'opposer à la fusion des deux genres.

Nous avons essayé de provoquer expérimentalement le passage de l'*Eutrichomastix colubrorum* à la forme *Trichomonas*. Très vraisemblablement, la tension superficielle est plus faible au niveau de la membrane ondulante que sur le reste du corps du Protozoaire, en d'autres termes le plasma y manifeste une plus grande fluidité et s'y montre plus « collant ».

En s'inspirant de ces données, on pouvait essayer de diminuer la tension superficielle des *Eutrichomastix* en ajoutant à leur milieu certaines substances telles que l'acide pélargonique ou des sels biliaires dont le pouvoir abaisseur de la tension est bien connu. Les divers essais tentés n'ont pas été nettement concluants. Par contre, nous avons obtenu des résultats excellents en employant du liquide de Ringer très légèrement hypotonique et à PH variant entre 7,5 et 8 ; c'est-à-dire faiblement alcalin. Nos expériences furent effectuées à une température de 18-20°.

Tout d'abord, le plasma du Flagellé manifeste des mouvements très vifs, simulant des ondes ou des vagues partant de la région antérieure (fig. LX a et b). Le rostre soulevé par la base des flagelles devient d'une extrême mobilité. Le Protiste donne l'impression d'être secoué de frissons ; ce phénomène ne doit être pas considéré comme de l'amœboïsme. Bientôt, le faisceau des flagelles antérieurs qui s'est fortement gonflé, sans cesser pour cela de battre, se colle au corps (fig. LX c), et finit par s'y appliquer sur presque toute sa longueur (fig. LX d). Lorsqu'il revient en avant, il entraîne avec lui du plasma et simule un pseudopode, mais n'en a nullement la signification. Sur les figures LX e et f, on peut voir l'aspect du paquet flagellaire au cours de ses déplacements. Souvent, le fouet récurrent s'incorpore au faisceau antérieur et participe à ses mouvements (fig. LX g), déjà nous avons l'ébauche d'une sorte de membrane ondulante. Les flagelles parviennent, parfois, à se dégager du plasma qui les englue littéralement. Pendant tout ce temps, le Flagellé reste à peu près sur place, ce qui en facilite beaucoup l'observation.

Le cas le plus intéressant se réalise par l'accolement du flagelle traînant (fig. LX h) ; le pinceau antérieur restant libre, nous avons alors un véritable *Trichomonas*. La membrane ondulante que l'on distingue aisément ne diffère pas de celle des Trichomonades. La coloration de tels individus ne nous a point révélé l'existence d'une côte.

Les *Eutrichomastix* plongés dans ces solutions alcalines montrent, au bout d'un temps variable, des modifications encore plus profondes. Les flagelles complètement pris dans le cytoplasme disparaissent (fig. LX i), l'axostyle qui faisait encore saillie devient invisible en subissant sans doute une liquéfaction, mais l'animalcule n'en conserve pas moins une grande contractilité, modifiant sa forme sans arrêt et émettant de longs prolongements : il ne se distingue plus d'une Amibe (fig. LX j, k, l). Il reste sous cet état pendant plusieurs jours et finit par mourir. Nous avons

répété ces expériences sur l'*Eutrichomastix* du Canard avec le même succès.

Les faits précédents démontrent très nettement qu'une modification



FIG. IX. Déformations de l'*Eutrichomastix colubrorum* (de *Tropidonotus natrix*) sous l'influence des solutions alcalines (d'après le vivant).

du milieu peut faire d'un *Eutrichomastix* un *Trichomonas*, mais la forme obtenue n'est pas stable, ne se trouvant pas dans des conditions normales. Nous devons donc nous demander si réellement le passage de l'une à l'autre forme s'effectue bien dans la nature.

Remarquons que nos résultats concordent avec ceux de DOBELL qui attribuait à de la dégénérescence pure et simple les modifications de forme de son *Eutrichomastix*. GINESTE (1911) a également observé la « métabolie » spéciale de l'*E. colubrorum* mais n'en indique pas les causes.

Il nous reste à examiner maintenant l'action de ces mêmes solutions sur les *Trichomonas*.

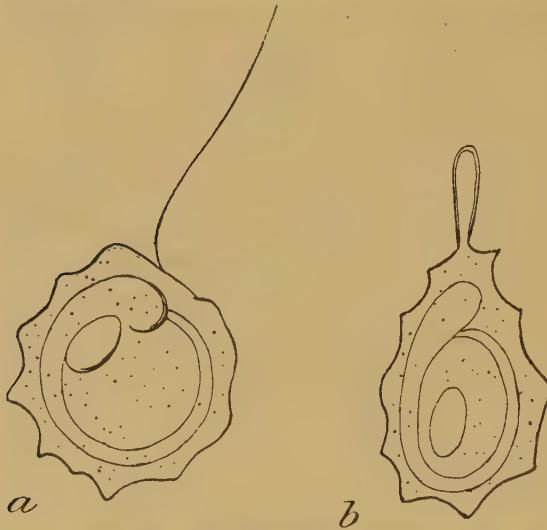


FIG. LXI. *Trichomonas lacertae* déformés par le liquide de Ringer Ph 8,1 (d'après le vivant).

KUNSTLER (1889) pour le *T. caviae* note que « le caractère spécial de certains mouvements paraît être, jusqu'à un certain point, sous la dépendance du milieu environnant. Par exemple, les solutions alcalines provoquent des mouvements en forme de vagues ». KUCZYNSKI (1914) les a pris pour de l'amoeboïsme ou de la métabolie vraie. Les *Tri-*

chomonas sont bien capables de modifier leur forme, mais pas du tout comme l'indique cet auteur. KOFOID et SWEZY (1915) ont donné pour *T. augusta* une série de croquis fort exacts, sans rapport avec le faux amoeboïsme de KUCZYNSKI (voir la figure D dans le texte de cet auteur) qui correspond à la formation des vagues de KUNSTLER. J'ai vu des *Trichomonas* ayant tout à fait l'allure d'Amibes, en particulier des *T. Prowazeki* qui atteignent une taille considérable, sans développer parallèlement leur appareil flagellaire (fig. L) et rappellent, en somme, le *Myxomonas polymorpha* des Termites. Les soi-disant individus en voie d'enkystement signalés, dans les excréments, par WENYON, puis par MARTIN et ROBERTSON et même par ALEXEIEFF, sont vraisemblablement altérés et se présentent comme ceux que j'ai observés au cours

de mes expériences. DUBOSCQ et GRASSÉ (1924 a) ont décrit l'aspect pris par le *Trichomonas trypanoides* dans le liquide de Ringer. Or ce mélange est nettement hypotonique vis-à-vis du plasma de tous les Flagellés de *Reticulitermes lucifugus* et au bout d'un certain temps en provoque même l'éclatement.

Si on immerge des *Trichomonas lacertae* dans du liquide de Ringer, légèrement hypotonique, dont le PH a été porté à 8,1, ils ne tardent pas à se transformer en une sorte de disque; leur extrémité postérieure semble se souder à l'antérieure (fig. LXI a). La membrane ondulante continue à vibrer et dessine des festons à la périphérie (fig. LXI b). En réalité, l'axostyle joue dans cette transformation le rôle principal; il commence par se recourber en arc, puis s'enroule

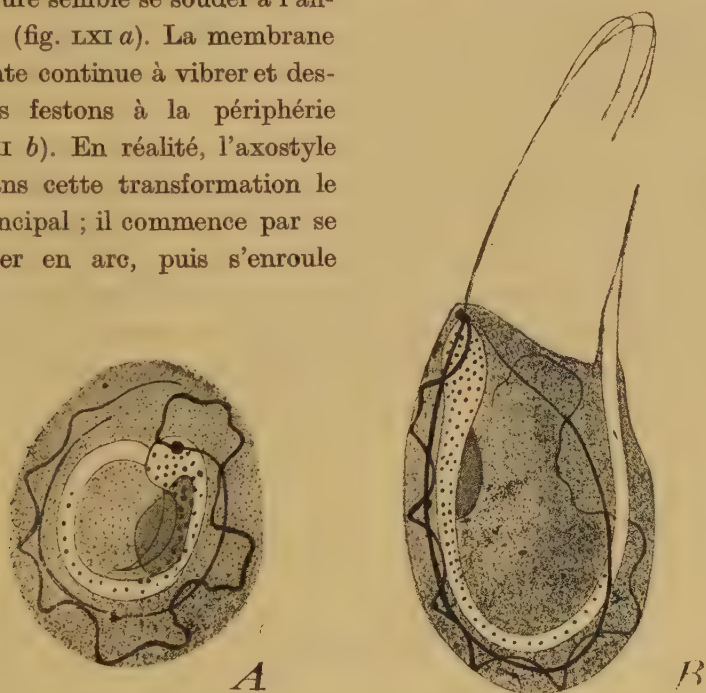


FIG. LXII. *Trichomonas lacertae* déformés par le liquide de Ringer PH 8,1. Bo. H. E.

en hélice (fig. LXII A et B) montrant ainsi toute l'étendue de son élasticité. Dans son mouvement, il est suivi par la côte et la membrane ondulante d'où l'aspect discoïdal de l'animal. Un peu plus tard, les flagelles antérieurs, comme chez *Eutrichomastix*, s'attachent au corps, formant une sorte de nœud coulant très mouvant, tandis que la membrane ondulante s'efface et que le *Trichomonas* prend un contour presque complètement circulaire. La mort n'accompagne pas forcément ces changements, elle ne survient souvent que quelques jours plus tard. Ces

diverses modifications sont dues à l'accroissement de l'alcalinité et à la diminution de la pression osmotique.

On n'aura pas eu de peine à reconnaître dans la description précédente les faits rapportés à l'enkystement par les auteurs précités. Ajoutons que nos résultats confirment pleinement les données de CHATTON pour qui les *Trichomonas* sont alcalinophiles et les *Eutrichomastix* plutôt acidophiles. MARY HOGUE (1922) a montré que le *Trichomonas hominis* atteint sa vitesse de multiplication maximum dans les cultures de PH 8, tandis qu'il vit plus longtemps dans les mêmes cultures avec le PH 7,2-7,4. En somme, la démonstration est faite que les Trichomonades à membrane ondulante se rencontrent surtout dans les milieux neutres ou légèrement alcalins¹.

Nos expériences doivent être rapprochées de celles que fit MASSART (1920) sur les Euglènes qui présentent une métabolie intense dans les solutions alcalines (carbonate de potassium 1 p. 1000) et conservent une forme constante en milieu acide. Elles aideront peut-être à comprendre certaines évolutions, telles que la transformation du *Tetramitus rostratus* en Amibe observée, dans la nature par MASSART (1920) et dans des cultures par MARTHA BUNTING (1922). Ces auteurs n'ont formulé aucune hypothèse sur le déterminisme de ce phénomène.

CHAPITRE X

SUR LE CYCLE DES TRICHOMONADES

1. — Historique.

Nous savons, avec certitude, que le trophozoïte des *Trichomonas* se reproduit par division binaire ou multiple (somatelles) et s'enkyste. Quelques auteurs ont prétendu reconnaître un cycle plus compliqué. Nous avons déjà signalé l'erreur de SCHAUDINN qui prit pour kyste de copulation des *Blastocystis* et décrivit comme forme amoeboïde de

1. Le *Trichomonas hominis* aurait été trouvé dans des cas de diarrhées acides. Le *T. vaginalis* vivrait dans le mucus vaginal fortement acide (KUNSTLER) ; les solutions alcalines le feraient périr.

Trichomonas muris des individus altérés. PROWAZEK (1904) a donné de l'*Eutrichomastix* des Lézards un cycle complet qui comprend une génération végétative, pendant laquelle le Flagellé se reproduit tout en restant mobile, et une génération sexuée. Au cours de cette dernière, l'*Eutrichomastix* s'enkyste et divise son noyau (la formation de deux Flagellés peut suivre cette division) ; puis chaque nucleus fils rejette deux corps de réduction qui restent à ses côtés. L'épuration terminée, les deux noyaux réduits se fusionnent, réalisant ainsi une véritable autogamie. La copula se comporte de diverses façons ; tantôt, elle sort directement du kyste, tantôt elle se divise en deux ou quatre individus qui s'échappent isolément, tantôt elle sécrète autour d'elle une épaisse membrane devenant ainsi l'élément de résistance apte à disséminer l'espèce, dans lequel peuvent se former deux ou quatre individus.

Ce cycle a été tenu pour suspect par divers auteurs (DOBELL, KOFOID) mais jusqu'ici personne n'a démontré l'erreur de PROWAZEK. Comme je l'ai dit, ce biologiste a pris, pour kystes de l'*Eutrichomastix*, les mastigontes de *Proteromonas lacertae*. La masse centrale jaunâtre (Reservestoffkörper) correspond à la vacuole ou au système vacuolaire du mastigonte. Dans les corps de réduction, on reconnaît, sans peine, l'appareil parabasal mal fixé, formant deux masses qui flanquent le noyau. PROWAZEK décrivant la première division de l'individu enkysté déclare qu'elle s'opère sur un mode amitotique ; c'est bien ainsi que nous l'avons vue dans le pseudo-kyste du Bodoniné. L'insuffisance de sa technique qui ne conservait pas l'appareil parabasal dans tous les individus, a augmenté les chances d'erreurs et lui a fait croire à l'origine nucléaire des corps paranucléaires. Tant qu'aux Flagellés représentés dans les kystes, ils manquent de netteté ; leur axostyle ne se voit pas et ils portent 2, 3 ou 4 flagelles. Ne serait-ce pas des *Proteromonas* ?

Dans le même mémoire, PROWAZEK décrit brièvement la reproduction sexuée du *Trichomonas muris*. En voici la trame : copulation de deux individus suivie d'enkystement, épuration nucléaire, amixie, division du syncaryon et formation de Flagellés réniformes. Les figures qui accompagnent le texte montrent que le kyste continue à s'accroître pendant la durée du processus sexuel. Cette interprétation repose sur la confusion des kystes de *Trichomonas* avec des *Blastocystis* (certains en voie de sporulation, figure 100 du mémoire de PROWAZEK), donc inutile d'insister. Cependant, il reste un point à élucider : PROWAZEK a vu des kystes grouillants de Flagellés ; aucune des observations

faites, depuis, sur les Flagellés intestinaux du Rat ne permettent de l'expliquer. Dans un autre mémoire, je décrirai, chez l'Euprocte, des kystes contenant plusieurs *Octomitus intestinalis*; comme chez le Rat, il existe un *Octomitus* (*O. muris*), on peut se demander si les formations signalées par l'auteur allemand n'appartiennent pas à ce Diplozoaire.

HADLEY (1916-17 a) décrit l'invasion de la sous-muqueuse intestinale du Dindon par le Flagellé *Histomonas meleagridis* (= *Trichomonas* ?) qui emprunte, comme porte d'entrée, les cellules caliciformes du fond des cryptes de Lieberkuhn. Une fois arrivé dans les tissus, le *Trichomonas* (?) se reproduirait suivant un mode autogamique et se présenterait sous la forme amoeboïde. Ce cycle nous paraît tracé un peu hâtivement et nous n'y trouvons pas la preuve décisive de la sexualité. HAUGHWOUT (1918) a fait la critique de ces travaux, il n'accepte pas le cycle tel qu'il a été tracé par HADLEY. Signalons, pour mémoire, que GAUDUCHEAU (1912) a prétendu que dans les tissus intestinaux, le *Trichomonas* prend une allure amoeboïde.

2. — Recherches personnelles.

Nous estimons que la preuve de la sexualité chez les Trichomonades reste à faire. Rien dans nos observations ne paraît s'y rapporter directement; par contre, nous appellerons l'attention sur de petites formes qui paraissent exister dans tous les animaux porteurs de *Trichomonas* et d'*Eutrichomastix*. Nous les avons observées chez le Crapaud, le Rat, le Cobaye, le Canard, la Motelle et le Gecko. Il ne s'agit donc point d'une trouvaille fortuite. Je suis convaincu que ces minuscules Flagellés représentent des stades évolutifs de Trichomonades. Mon étude a principalement porté sur le Cobaye et le Crapaud.

A). CAS DU COBAYE.

Tous les Protistologues connaissent la grande complexité de la flore et de la faune intestinales de ce Rongeur. On y a décrit en tant que Flagellés :

Trichomonas caviae DAVAINÉ (1875), *Trichomastix caviae* (GRASSI 1881), *Chilomastix intestinalis* KUCZYNSKI (1914), *Chilomitus caviae* DA FONSECA (1915), *Enteromonas caviae* LYNCH (1922), *Monocercomonas caviae* DA CUNHA et MUNIZ (1921) (nec GRASSI 1879), *Globomonas para-*

sitica DA FONSECA (1918), *Sphaeromonas communis* LIEBTANZ (1910) (= *rossica* YAKIMOFF 1921), *Giardia caviae* HEGNER (1923).

Et j'élimine bon nombre d'espèces déjà mises en synonymie avec les précédentes. Cette liste fera bien comprendre la difficulté que présente la sériation des stades évolutifs de l'un quelconque de ces Protozoaires.

Les plus petits Flagellés que nous ayons observés mesurent entre $3\ \mu$ 3 et $4\ \mu$ de long sur 1,5 à $3\ \mu$ de large. Ils possèdent trois flagelles antérieurs presque toujours égaux entre eux et atteignant au moins une fois et demi la longueur du corps. Du même grain basal, part un quatrième fouet récurrent de deux à deux fois et demi plus long que le corps. Un examen très attentif nous révèle qu'il adhère au Protiste par sa partie proximale (fig. 293, 296 et 297, pl. XVIII). J'ai pu m'assurer de l'exactitude de ce rapport dans les cas où le fouet, fortement écarté du corps, entraîne avec lui le périplaste sous-jacent. Bien souvent, je n'ai pu compter que deux flagelles antérieurs ; dans d'autres cas, j'ai vu deux flagelles égaux et un troisième plus petit, il s'agit probablement d'individus sortant de division. Enfin, je dois signaler que parfois l'extrémité antérieure porte quatre flagelles libres ; sans doute, stade de prédivision ?

Le noyau sphérique renferme un caryosome passablement volumineux. Il est uni au grain basal par un rhizoplaste d'une extrême délicatesse (fig. 301, pl. XVIII). L'appareil parabasal, difficile à démontrer, se présente comme celui d'un vrai *Trichomonas* (fig. 300, pl. XVIII). Un axostyle, approximativement rectiligne, traverse le corps du minuscule Protozoaire et se termine en une pointe fine faisant saillie en arrière. Le plasma, riche en granules, reste souvent gris foncé après la coloration à l'hématoxyline, circonstance défavorable à l'analyse cytologique. Les grains frontaux se rencontrent chez des individus un peu plus grands (fig. 299, pl. XVIII). Par leur forme générale, ces petits Flagellés peuvent être répartis en deux catégories ; l'une contiendra les individus globuleux (fig. 294, pl. XVIII), l'autre les individus fuselés (fig. 297, pl. XVIII). Ils rappellent, par les détails de leur structure, les stades *Trimitus* décrits par DUBOSCQ et GRASSÉ chez *Janickiella Grassii* et *Devescovina Hilli* ou encore les *Tricercomonas*.

On passe, par tous les intermédiaires désirables, à des individus mesurant 7 à $8\ \mu$ de long (fig. 298, 299, 300, pl. XVIII) dont la structure reste identique à celle précédemment décrite ; leur forme tend à devenir plus trapue. Dans bon nombre des Flagellés arrivés à ce stade, on se rend parfaitement compte que le flagelle traînant n'adhère plus seulement

au corps par sa base, mais aussi par d'autres points de son trajet, son extrémité distale restant libre (fig. 301, 303, pl. XVIII). L'accrolement s'effectue donc progressivement et par endroits espacés. Néanmoins, dans quelques individus qui pourraient bien être déformés par les manipulations (fig. 302, pl. XVIII), le flagelle s'applique exactement sur l'un des bords de l'animalcule. Enfin, nous trouvons de ces petits Flagellés possédant une membrane ondulante (fig. 304, pl. XVIII) bien nette, mais très fine. On observe, avant même, semble-t-il, que le fouet postérieur ne soit adhérent, la formation, sur l'un des bords, d'une ligne courbe de granules chromatiques (fig. 303, pl. XVIII) ; ce sont sûrement les futurs grains paracostaux. En effet, c'est au-dessus d'eux que se fixera le flagellum récurrent.

Dès minuscules individus atteignant un peu plus de $3\ \mu$ aux formes de 8 à $9\ \mu$ avec petite membrane ondulante, nous avons tous les termes de transition que peut exiger l'esprit le plus critique. La ressemblance entre le stade final et le *Trichomonas caviae* à l'état de trophozoïte ne saurait être méconnue. Pour avoir la filiation totale, il nous manque un stade, celui de l'apparition de la côte. Peut-être l'avons-nous rencontré, mais sans savoir le distinguer d'un *Trichomonas* de petite taille. Les formes que nous venons de décrire ne se rencontrent pas exceptionnellement, la plupart de nos Cobayes les montraient et dans certaines de nos préparations, elles se trouvaient par centaines.

La lecture des travaux traitant des Flagellés intestinaux du Cobaye nous apprend que presque tous les auteurs ont observé de très petites formes qui les ont fortement embarrassés. Ils les ont négligées de parti pris ou en ont fait des espèces autonomes. Je suis convaincu que l'*Heteromita caviae* de GRASSI (1881) placé dans le genre *Trichomastix* par da FONSECA correspond au *Monocercomonas caviae* de da CUNHA et MUNIZ. Je me demande, même, si l'*Enteromonas caviae* de LYNCH (1922) ne doit pas être considéré comme synonyme des espèces précédentes ; la description insuffisante et les figures qui l'accompagnent ne permettent pas de se prononcer. Ce Flagellé semble n'avoir que deux flagelles antérieurs et le postérieur n'adhère pas au corps. LYNCH ne parle pas d'axostyle.

Je considère tous ces petits individus porteurs de quatre flagelles (trois antérieurs, le quatrième traînant) et d'un axostyle comme des stades évolutifs du *Trichomonas caviae*¹. Quels arguments pourra-t-on

1. La synonymie du *T. caviae* devient alors la suivante : *Trichomonas caviae* DAVAINÉ 1875. — *Monas caviae* DAVAINÉ 1875. — *Monocercomonas caviae* GRASSI 1879. — *Heteromita caviae* GRASSI 1881. — *Trichomonas intes-*

m'opposer ? Que ces petits individus ont la possibilité de se diviser ? Mais cela ne prouve rien. Ne sait-on pas qu'un Trypanosome reste parfaitement capable de se reproduire sous la plupart de ses états. Comment séparerait-on du *Trichomonas* des Flagellés qui en ont presque tous les attributs et peuvent même acquérir une membrane ondulante. D'où viennent ces individus minuscules ? Je ne sais. Du kyste ? Peut-être, mais résulteraient-ils du morcellement d'un schizonte que cela ne me surprendrait pas.

B). CAS DU CRAPAUD, DU RAT, DU CANARD ET DU GECKO.

Dans le rectum de quelques *Bufo vulgaris* contenant des *Trichomonas batrachorum*¹, nous avons trouvé des Flagellés extrêmement petits, certains mesurent moins de $2\mu 5$ de long sur $0\mu 7$ de large (fig. 257, pl. XVII). Ils ont la structure décrite pour la série du Cobaye ; ils affectent une courbure assez prononcée qui leur donne, vus de profil, un aspect réniforme ou même virguliforme. D'un blépharoplaste situé très en avant, se détachent trois flagelles antérieurs de la longueur du corps, ou parfois plus longs ; un quatrième flagelle, un peu plus épais que les autres, se dirige en arrière et s'applique exactement sur le côté convexe de l'animalcule, déterminant ainsi un bord dorsal. Sa partie libre dépasse généralement la longueur du corps (fig. 258, 259, 260, 261, pl. XVII). Sous la portion adhérente de ce flagelle, on aperçoit une ligne courbe qui représente peut-être une côte. L'axostyle, très délié, fait légèrement saillie en arrière. Le noyau sphérique se tient en avant, immédiatement sous le blépharoplaste.

J'ai observé des individus plus gros (fig. 262, pl. XVII), avec flagelle postérieur adhérent au corps seulement par la base, avec deux grains basaux, un bel appareil parabasal et des grains frontaux. Faut-il y voir le terme de passage aux très petits *Trichomonas* tels que celui de la figure 263, planche XVII. Je le crois ; ceux qui n'admettent pas cette interprétation doivent nous donner la signification de ces individus. Qu'en feront-ils ? Des *Eutrichomastix* ? Mais l'accolement du flagelle dans sa partie basale rend cette explication inacceptable.

DOBELL (1909 b) a trouvé, une fois, dans les excréments d'un *Bufo*, un

tinalis LEUCKART 1879 (auctorum). — *Cercomonas ovalis* PERRONCITO 1888. — *Cercomonas pieiformis* PERRONCITO 1888. — *Cercomonas globosus* PERRONCITO 1888. — *Trichomastix caviae* (GRASSI) da FONSECA 1926. — *Monocercomonas caviae* da CUNHA et MUNIZ 1921. — *Enteromonas caviae* (?) LYNCH 1922.

1. Je ne tiens pas pour définitive cette détermination spécifique. Dans les préparations contenant des formes *Trimitus* bien colorées, les *Trichomonas* sont surfixés et possèdent peut-être des grains endoaxostyliques.

Flagellé de 6 μ portant trois fouets égaux dirigés en avant. Était-ce une de nos formes *Trimitus* ? La figure, donnée par l'auteur, ne permet guère de le supposer¹.

Chez le Rat, nous avons rencontré des Flagellés analogues, mais globuleux ou piriformes. WENYON (1907) les a probablement vus, mais n'a pas découvert les caractères qui les séparent des *Trichomonas* adultes. Pour lui, ces minimes Flagellés résulteraient de la division rapide et répétée de gros individus. Nous accepterions volontiers cette explication, si elle pouvait rendre compte des différences morphologiques, mais tel n'est pas le cas. WENRICH pense qu'il s'agit, peut-être bien, de deux espèces ; l'une mesurant 8 à 20 μ de long, *Trichomonas muris*, l'autre seulement de 6 à 9 μ , *T. parva*. L'existence de deux *Trichomonas* chez les Rats et les Souris me paraît certaine ; ainsi, dans les Rats de notre laboratoire, j'ai bien reconnu *T. parva*, décrit en 1911 par ALEXEIEFF, mais il ne se confond nullement avec les *Trimitus*.

Dans l'intestin du Canard, on trouve également des stades analogues, mais ici la question se complique quelque peu. KOTLÁN (1923) a fourni une liste des Flagellés de cet Oiseau : *Trichomonas Eberthi* (LEUCK.), *Trichomonas anatis* (KOTLÁN), *Trichomastix gallinarum* MART. et ROB., *Protrichomonas anatis* KOTLÁN, *Cochlosoma anatis* KOTLÁN ; *Octomitus Kottani* GRASSÉ. Dans les Canards que j'ai étudiés, je n'ai rencontré avec certitude que le *Trichomonas anatis* dont j'ai donné une nouvelle description, le *Trichomastix* qui diffère de celui des Gallinacés par le développement de son flagelle traînant, l'*Octomitus*, et de très nombreux stades *Trimitus*². J'accepterai bien volontiers la filiation suivante : *Trimitus*, *Trichomastix* et *Trichomonas*, mais celui-ci possède quatre flagelles libres, tandis que le *Trichomastix* n'en porte que trois antérieurs. La sériation devient douteuse. Je n'ai pas disposé d'un matériel assez riche pour suivre, avec précision, l'évolution des petites formes.

1. KOROID (1916) signale dans le rectum de *Diemyctylus torosus* la présence d'un *Monocercomonas melolonthae* ; une telle trouvaille chez un Batracien est pour le moins extraordinaire. Ne s'agirait-il pas plutôt d'un stade jeune des *Trichomonas augusta* ou *Prowazeki* qui sont hébergés par ce Triton.

2. Les stades que je qualifie de *Trimitus* (d'une façon un peu abusive, puisque le *Trimitus* d'ALEXEIEFF (1910 b) ne porte que deux flagelles antérieurs et est dépourvu d'axostyle) ne sont pas sans ressemblance avec le Flagellé, parasite intestinal de l'Homme, décrit sous le nom de *Tricercomonas intestinalis* par WENYON et O'CONNOR (1917). Il a quatre flagelles, trois antérieurs, le quatrième traînant à portion basale intra-cytoplasmique, il ne possède pas d'axostyle. Ces observations ont été confirmées par LYNCH (1922) et BOECK (1924). Tous ces auteurs ont vu sa division et ses kystes. Il en va de même pour l'*Enteromonas hominis* DA FONSECA 1915 (2 flagelles antérieurs, 1 flagelle traînant libre, pas d'axostyle) très voisin du genre précédent (réunis par DOBELL, 1921). Mais l'absence d'axostyle et l'existence de kystes rend le rapprochement très précaire. Tout au plus, s'il est permis d'insinuer que jusqu'ici l'axostyle de ces Flagellés, fort petits, aurait échappé à l'attention des chercheurs. S'il en était ainsi, peut-être pourrait-on voir dans *Tricercomonas* et *Enteromonas* des stades évolutifs de Tétramitidés.

Dans le Gecko, il n'est pas rare d'observer de petits Tétramitidés de $3\ \mu$ à $5\ \mu$ de long ; ils diffèrent des *Eutrichomastix* adultes par la position de leur noyau situé à l'extrémité antérieure, immédiatement sous le périplaste, au contact même du blépharoplaste. Trois flagelles un peu plus longs que le corps se dirigent en avant, un quatrième traîne. L'axostyle fibrillaire part du grain basal et fait saillie à l'arrière (fig. 287, 288, pl. XVIII). Leur ressemblance avec les *Monocercomonas* des Lamellicornes ou de la Blatte ne laisse pas d'être frappante ; ils représentent sûrement un stade évolutif de l'*Eutrichomastix colubrorum*.

3. — Considérations générales

La récapitulation des faits connus nous permet d'établir une esquisse du cycle évolutif des *Trichomonas*. Au début, nous trouvons de très petits Flagellés de quelques μ dont le flagelle traînant adhère au corps par sa base ; ils grossissent et deviennent des *Trichomonas* complets par formation d'une membrane ondulante et d'une côte. Les jeunes stades dits *Trimitus* sont capables de se diviser, comme paraît en témoigner l'état de prédivision de certains d'entre eux. Les adultes ou trophozoïtes se reproduisent par division longitudinale binaire ou par division multiple. Des kystes de résistance assurent la dissémination de l'espèce. Il reste à connaître l'origine des petits stades ; proviennent-ils du kyste ? Nous avons déjà fait quelques hypothèses à leur sujet, nous y renvoyons le lecteur.

Jusqu'ici, aucune observation digne de foi n'établit l'existence de la sexualité chez les *Trichomonas*.

4. — Valeur des espèces de *Trichomonas* et d'*Eutrichomastix*

L'étude précédente a montré que les différences morphologiques, entre ces deux groupements génériques, sont très minimes (côte, membrane ondulante), que le passage expérimental de l'une à l'autre peut être facilement réalisé, qu'au cours de leur développement les *Trichomonas* sont d'abord des *Eutrichomastix*. Une conclusion paraît donc s'imposer (celle de DOFLEIN et de CHATTON) : la fusion des deux genres en un seul. Toutefois, nous aurons encore quelques remarques à faire. Le cas des *Trichomonas* ressemble beaucoup à celui des Trypanosomes. Nous savons qu'un Trypanosome, en changeant de milieu, peut

passer par des stades *Herpetomonas*, *Crithidia*, etc. Néanmoins, le genre *Trypanosoma* a été conservé, contrairement à l'opinion de NOVY qui réunissait tous les Herpétomonadinés dans le genre *Herpetomonas*.

Je pense que certains *Eutrichomastix* représentent des formes stabilisées qui, normalement, ne passent jamais à l'état de *Trichomonas*. Le cas de *E. colubrorum* me semble le plus suggestif ; chez les Serpents, on ne rencontre pas de formes à membrane ondulante. Les *Trichomonas* signalés par PLIMMER (1912) dans le sang de divers Ophidiens ne sont que des *Eutrichomastix*. Chez les Lézards, il existe bien des *Trichomonas* appartenant à deux espèces : *T. lacertae* et *T. Alexeieffi*, mais aucune d'elles ne peut être rapportée à l'*E. colubrorum*. En effet, dans *T. lacertae*, l'axostyle très caractéristique (tête, grains endoaxostylaires) diffère profondément de celui de l'*Eutrichomastix*. Dans *T. Alexeieffi*, les différences sont moins profondes, mais le bâtonnet axial ne s'épanouit pas en calice (voir fig. 269, pl. XVII) et le cytoplasme se charge d'enclaves qui manquent chez l'*Eutrichomastix*. J'en conclus que l'*E. colubrorum* représente une excellente espèce normalement stabilisée sous l'état *Eutrichomastix*. Je ne puis la considérer comme un stade évolutif des deux *Trichomonas* de Reptiles actuellement connus. Mais je ne veux point dire que, placée dans certaines conditions, elle ne puisse se transformer en *Trichomonas*, puisque nous-même avons montré cette possibilité par l'emploi des solutions alcalines¹. Les *Eutrichomastix* des Poissons marins (*E. salpae* et *E. motellae*) n'acquièrent, semble-t-il, jamais de membrane ondulante. Par contre, j'estime qu'il en va tout autrement pour les Oiseaux ; je ne reconnais pas la validité de l'*Eutrichomastix gallinarum* (MART. et ROB.), je le considère comme un stade évolutif du *Trichomonas Eberthi* qui possède trois flagelles libres. Entre les deux, on ne constate aucune différence notable, sauf dans la taille (*T. Eberthi* 9 à 10 μ de long, *E. gallinarum* 5 μ). La ligne de granules que signalent MARTIN et ROBERTSON chez l'*Eutrichomastix* se retrouve chez le *Trichomonas* et ne se confond point avec la côte. Le *Trichomonas* et l'*Eutrichomastix batrachorum* ne forment qu'une même espèce. Les études de DOBELL le laissaient pressentir ; mes observations l'établissent nettement.

En manière de conclusion, nous dirons que le genre *Eutrichomastix* n'a pas une valeur propre et doit être réuni au genre *Trichomonas*. Mais

1. Désormais la Trichomnade des Sautrophidiens devra s'appeler : *Trichomonas* (forma *Eutrichomastix colubrorum*).

il reste bien entendu que certaines espèces, dans un milieu donné (intestin), se stabilisent sans acquérir de membrane ondulante. En somme, cette opinion rappelle celle que professe *a priori* DOFLEIN, elle résulte d'une série d'observations et d'expériences concordantes et n'exclut pas la possibilité de l'existence de formes n'atteignant jamais, dans la nature, l'état *Trichomonas*.

CHAPITRE XI

Le genre **HEXAMASTIX** ALEX. 1912

ALEXEIEFF a donné la diagnose définitive de ce genre en 1914 *b*; je crois bon de la citer en entier : « Six flagelles inégaux qui se collent entre eux. Un axostyle assez bien développé et faisant le plus souvent saillie à l'extrémité postérieure. Noyau sphérique à position antérieure. » Elle est excellente et n'appelle que quelques précisions.

ALEXEIEFF reconnaissait deux espèces : *Hexamastix* (*Monocercomonas*) *termitis* (GRASSI) et *H. batrachorum* (ALEX. 1911 *c*). J'ai eu la bonne fortune de pouvoir étudier les deux espèces reconnues par ALEXEIEFF : *H. batrachorum* (ALEX. 1911 *c*) et *H. termitis*, et d'en ajouter une troisième : *H. gryllotalpae*.

Avec le professeur DUBOSCQ (1923), nous avons brièvement redécrit l'*Hexamastix* des Termites et nous nous réservons d'en donner une étude plus complète dans un travail à paraître.

1. — *Hexamastix batrachorum* (ALEX. 1911 *c*) ALEX. 1912 *b*.

Polymastix batrachorum ALEX. (1911 *c*).

Cette espèce est rare, ALEXEIEFF ne l'a trouvée que chez quelques *Molge vulgaris* et *Hoemopsis sanguisugae*¹. Je l'ai rencontrée dans un petit nombre de *Molge palmata* des environs de Montpellier.

Sur le vivant, les six flagelles ne s'accolent pas en un faisceau unique,

1. L'*Hexamastix* des Sangsues doit probablement être distinct de celui des Batraciens.

comme le dit ALEXEIEFF. En effet, l'un d'eux traîne le long du corps, tandis que les autres, très inégaux, se groupent en un seul fouet qui bat en « coups de hache ».

Pour ce qui est de la structure interne, j'aurai peu de chose à ajouter. La fixation provoque souvent la rétraction de l'axostyle qui fait beaucoup moins saillie que sur le vivant. Du blépharoplaste, partent les six flagelles qui, à leur sortie du corps, soulèvent le plasma, formant ainsi un petit rostre surtout bien visible sur l'animal en action. Le grain basal donne insertion à un appareil parabasal très net qui vient s'appliquer sur le noyau, le coiffant à la manière d'une calotte. ALEXEIEFF (1917 a) a pris pour une ébauche de cet appareil des amas de grains frontaux (mitochondries périnucléaires de cet auteur). Les deux organites coexistent et sont sans rapports (fig. 306 et 307, pl. XVIII).

Le noyau sphérique se place, très en avant, presque au contact du blépharoplaste. Il renferme un petit caryosome et de petites particules de chromatine. L'axostyle, très grêle, contient des grains chromatiques inconstants (fig. 306, pl. XVIII) et semble se fixer au grain basal. Chez *H. termitis* (fig. LXIII), le bâton axial aboutit au blépharoplaste et contient, d'une façon inconstante, des grains endoaxostylaires.

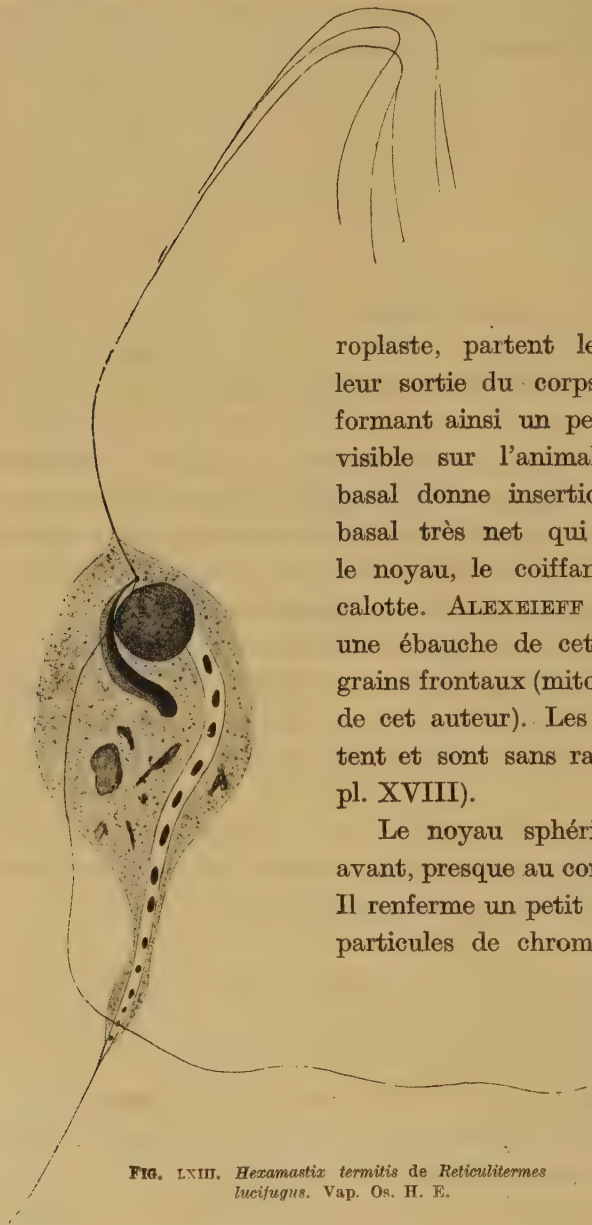


FIG. LXIII. *Hexamastix termitis* de *Reticulitermes lucifugus*. Vap. Os. H. E.

2. — *Hexamastix gryllotalpae* n. sp. (GRASSI ?)

Comme je l'ai dit à propos du genre *Monocercomonas*, cette espèce est peut-être bien synonyme du *Schedoacercomonas gryllotalpae* GRASSI 1879. Le texte de GRASSI (1881) rend vraisemblable cette supposition : « J'ai trouvé chez le *Gryllotalpa* une forme dont l'extrémité caudale est généralement à peu près aussi longue que le corps proprement dit et parfois le double. » Ce caractère s'applique bien à notre espèce. PARISI (1910) fait la même remarque, mais rapporte le Flagellé de la Courtilière à un *Trichomastix* (*Monocercomonas orthopterorum*).

La netteté de certaines de mes préparations m'a permis de bien étudier cette espèce intéressante par plus d'un point. *H. gryllotalpae*, de forme plutôt globuleuse, mesure de 8 à 18 μ de long sur 5 à 10 μ de large. Il nage

comme le *H. terminitis* ou le *H. batrachorum*, le

faisceau antérieur formé de cinq flagelles presque égaux donne de grands coups suivant un rythme régulier, le sixième fouet va traînant et décrivant une spire lâche autour du corps. Le blépharoplaste, larve ou granule, plus ou moins fortement incisé se place tout à fait à l'extrémité antérieure et s'unit au noyau par un rhizoplaste ténu (fig. 308, pl. XVIII, fig. 309, pl. XIX). Il donne directement insertion à un appareil parabasal (fig. LXIV) de structure normale qui passe au-dessus du noyau et à un axostyle qui peut se prolonger loin en arrière (extrémité caudale de GRASSI), pour se terminer en une pointe très acérée. Ce bâtonnet axial (fig. LXV) se compose d'une tige grêle et



FIG. LXIV. *Hexamastix gryllotalpae* montrant l'appareil parabasal. Vap. os. H.



FIG. LXV. *Hexamastix gryllotalpae* avec son axostyle à cuilleron. Bo. H. E.

rectiligne qui se courbe brusquement au-dessous du noyau, puis se renfle en une sorte de cuillère dans laquelle se loge le nucleus. Cette disposition n'apparaît clairement que chez les individus de grande taille.

Le noyau sphérique a une position très antérieure, il contient un petit caryosome excentrique et hyperchromatique. Sa caryolymphe ne manifeste aucune affinité pour les colorants basiques ; par contre, l'éosine lui communique une belle teinte rose.

Le plasma est grossièrement granuleux dans toute sa masse, sauf autour du noyau où règne une large zone homogène et hyaline, dans laquelle se tiennent les grains frontaux (fig. 308, pl. XVIII et 303, pl. XIX). Les uns (les plus nombreux) s'espacent régulièrement sous le périplaste, les autres se répandent autour du nucleus à la membrane duquel ils peuvent adhérer (fig. LXVI). Je ne les crois point d'origine nucléaire, car aucune modification interne du noyau ne permet de reconnaître l'existence d'un processus excréteur quelconque.



FIG. LXVI. *Hexamastix gryllotalpae* noyau avec grains périnucléaires adhérents. Bo. H. E.

Dans quelques individus, j'ai observé une incisure claire qui pourrait bien être un cytostome.

L'*H. gryllotalpae*, très vorace, phagocyte des proies énormes qui le déforment et le rendent même méconnaissable (fig. LXVII). Il englobe microbes et débris et paraît avoir une prédilection pour les petits grains d'amidon partiellement digérés par la Courtilière. Le « Lugol » permet alors de reconnaître la présence de glycogène dans le plasma. Plus loin, nous tirerons profit de cette observation. Il existe, aussi, dans l'*Hexamastix* des vacuoles ; certaines de grande dimension, contiennent un liquide jaunâtre : produit de digestion, probablement.

A côté des grands individus constitués comme il vient d'être dit, on en trouve de plus petits à axostyle court et filiforme, à grains frontaux peu nombreux, placés en ligne arquée au-dessus du noyau (fig. 310, pl. XIX). Ils rappellent beaucoup les *Monocercomonas* et montrent que le passage de l'axostyle fibrillaire au bâton axial s'opère progressivement. Autour de la fibrille issue du blépharoplaste, se dépose de la substance hyaline, élaborée directement par le plasma (?). Ainsi, cette fibrille constitue l'ébauche et le squelette de l'axostyle définitif. Cette observation doit être rapprochée des constatations analogues faites chez les *Monocercomonas*. Elle explique, en outre, l'inconstance de la disposition en cuillère, propre aux individus adultes.

J'ai rencontré quelques *Hexamastix* en division. Tout semble se

passer comme chez les *Trichomonas* : les stades de télophase (fig. 312, pl. XIX), les plus fréquents, montrent une puissante paradesmose. Au contact des noyaux reconstitués, on voit nettement deux grains ; l'un portant les flagelles, l'autre donnant insertion à la desmose. Je n'ai vu que quatre flagelles antérieurs et un cinquième traînant. Les individus en reproduction contiennent, comme les trophozoïtes, de volumineuses enclaves alimentaires. Les *Hexamastix* sortant de division possèdent un axostyle fibrillaire.

Çà et là, dans mes préparations, j'ai rencontré

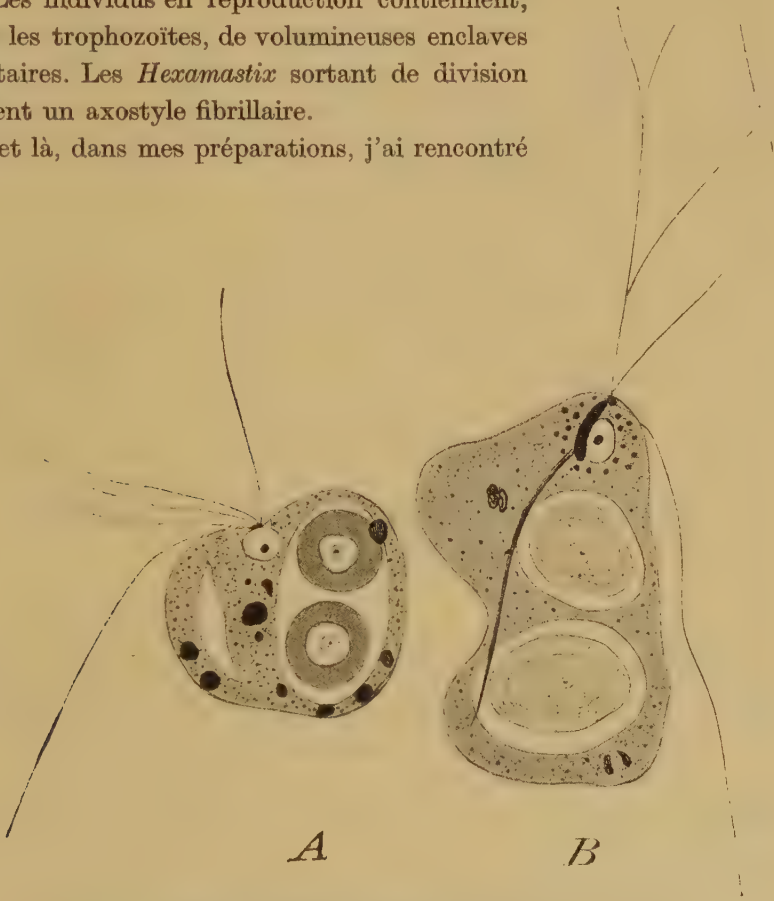


FIG. LXVII. *Hexamastix gryllotalpae* ayant ingéré des grains d'amidon. M. H. E.

des formes binucléées à appareil flagellaire et axostyle uniques (fig. 311, pl. XIX) ; elles rappellent celles que nous avons déjà signalées chez les *Monocercomonas* et les *Polymastix*.

Peut-être, aurait-il été logique de supprimer le genre *Hexamastix* et de le ranger parmi les *Trichomonas*. L'existence de formes *Eutrichomastix* à quatre flagelles antérieurs (*Tetratrichomastix Parisii* D.

MACKINNON) et de formes *Trichomonas* à cinq fouets libres¹ (*Pentatrichomonas Ardin-Delteili*) donne beaucoup de force à cette opinion. Néanmoins, nous préférons conserver à ce genre son autonomie. Sa nage très spéciale, la puissance de ses grains frontaux, la constance du nombre de ses flagelles et leur grand développement nous paraissent de nature à légitimer cette mesure.

Les trois espèces *termitis*, *batrachorum* et *gryllotalpae* manifestent une grande stabilité et ne se sont jamais montrées, à nous, avec une membrane ondulante. Peut-être, un jour fera-t-on ce que nous n'avons pas osé ; mais même placés, parmi les *Trichomonas*, les *Hexamastix* devront occuper une place à part.

CHAPITRE XII

NOUVELLE INTERPRÉTATION DE LA STRUCTURE DES CHILOMASTIX

L'organisation complexe des *Chilomastix* a été peu à peu débrouillée grâce aux travaux d'ALEXEIEFF (1910, 1912), de CHALMERS et PEKKOLA (1918), de KOFOID et SWEZY (1920). K. BELAR (1921) a décrit la division du *C. aulastomi* sans fournir de nouvelles précisions cytologiques.

Le mémoire de beaucoup le plus important est celui de KOFOID et SWEZY. Contrairement à DOBELL et O'CONNOR (1921), qui l'ont sévèrement critiqué, nous reconnaissons l'exactitude de la plupart des faits qui y sont relatés et que déjà LEIVA (1921) et HEGNER (1923) ont confirmé pour le *C. intestinalis* du Cobaye et le *C. Mesnili* de l'Homme. La complexité d'un Protozoaire ne doit plus nous étonner et nous n'avons pas le droit de tenir une œuvre pour suspecte parce qu'elle attribue à une simple Monade une structure qui ne paraît guère conforme aux idées

1. Si l'on s'en rapporte au mémoire de KOFOID et SWEZY (1923), le *Pentatrichomonas Ardin-Delteili* porterait quatre flagelles antérieurs libres, un flagelle traînant libre et une membrane ondulante. Cette disposition très remarquable assigne à cette espèce une place à part ; l'étude de ses jeunes stades ne manquerait pas d'intérêt et permettrait de juger si elle mérite d'être rangée dans un genre spécial.

préconçues sur la simplicité des organismes dits inférieurs. Pour ma part, je suis convaincu que nous sommes loin d'avoir décelé tous les détails structuraux des Protistes et des Flagellés en particulier.

1. — Cytologie du *Chilomastix Caulleryi* ALEX. 1909

Notre étude a porté principalement sur le *Chilomastix Caulleryi* des Batraciens¹, espèce de belle taille, facile à obtenir en grandes quantités et de coloration assez aisée. Ce Tétramitidé varie de 15 à 30 μ de long (prolongement caudal non compris) sur 5 à 10 μ de large. Il est très aplati latéralement et présente une forte torsion qui se dirige de droite à gauche, autrement dit sénestrogryre. Le long de la gouttière d'enroulement, on peut voir, assez nettement, un sillon (fig. 313, pl. XIX) qui correspond à celui que divers auteurs ont signalé chez *C. Mesnili*. Je ne suis pas sûr que ce sillon existe réellement, peut-être provient-il de l'effort de torsion qui creuse un pli dans le corps, passablement rigide, du Protozoaire. Les *Chilomastix*, après fixation, se détordent et ne montrent pas clairement trace de ce sillon.

Le nombre des blépharoplastes me paraît varier de trois à quatre (jamais six, comme le décrivent DOBELL et O'CONNOR). Ils sont unis les uns aux autres par des desmoses très nettes, je n'ai pu découvrir le centrosome tel que le représentent KOFOID et SWEZY dans leur figure diagrammatique A. Les flagelles libres partent des deux blépharoplastes supérieurs (fig. 314, pl. XIX) qui me paraissent bien correspondre aux blépharoplastes primaire et secondaire de KOFOID et SWEZY. Je n'ai pas vu nettement l'insertion du fouet récurrent.

Les flagelles antérieurs sont inégaux, l'un d'eux aussi long que le corps proprement dit, les autres un peu plus courts. Le flagelle récurrent pénètre dans le cytopharynx où il me paraît libre ; je ne crois pas à l'existence d'une membrane ondulante comme le décrivent KOFOID et SWEZY ; la facilité avec laquelle le flagelle peut se libérer semble bien l'attester.

Du grain basal situé le plus près du noyau, part l'appareil parabasal qui n'a encore été vu par aucun auteur. ALEXEIEFF (1917) homologua la calotte chromatique intranucléaire à cet appareil ; en réalité, calotte

1. ALEXEIEFF a trouvé cette espèce dans le rectum de la Salamandre, de l'Axolotl et des têtards de Grenouille. Nous l'avons rencontrée, en outre, chez les adultes de *Rana temporaria*, de *Bufo vulgaris*, de *Pelodytes punctatus*, de *Molge marmorata*, de *Pleurodeles Waldii*.

chromatique et appareil parabasal coexistent (fig. 314, pl. XIX). D'autre part, KOFOID et SWEZY assimilent la fibrille chromatique, considérée auparavant comme lèvre du cytostome, à la côte des *Trichomonas* qui, d'après eux, a valeur d'appareil parabasal. Celui-ci n'a aucun rapport avec le système fibrillaire, il apparaît, comme chez les *Trichomonas*, sous l'aspect d'un petit boudin chromatique ou d'une larme à bout postérieur renflé. Je crois pouvoir affirmer qu'il se fixe sur le deuxième blépharoplaste, au contact même du noyau. Il se loge, d'ordinaire, entre le bord ventral et le nucleus qu'il ne dépasse pas postérieurement (fig. 313, pl. XIX). Sa coloration, très difficile, ne s'obtient qu'après l'emploi des liqueurs osmiques ; la méthode des vapeurs m'a donné les meilleurs résultats. Le tassement des organites, à l'extrémité antérieure du *Chilomastix*, rend l'analyse fort délicate. Parfois, le parabasal de petite taille se tient au pôle supérieur du noyau et paraît entourer le blépharoplaste primaire avec lequel il a dû être confondu. Du blépharoplaste le plus ventral (tertiaire de KOFOID et SWEZY), se détache une fibrille contournée (lèvre sidérophile d'ALEXEIEFF, côte ou parabasal de KOFOID et SWEZY) qui va vers l'arrière et se recourbe en crochet, sa portion la plus épaisse passant au-dessous ou sur les côtés du cytopharynx avec lequel elle ne me semble pas avoir de rapport. Du blépharoplaste intermédiaire (secondaire), part une autre fibrille légèrement arquée qui se dirige vers l'arrière et se tient, le plus souvent, mais pas toujours, sur le bord dorsal du cytopharynx. Elle a été appelée parastyle par KOFOID et SWEZY ; elle est assez épaisse à son point d'origine, mais s'effile jusqu'à devenir imperceptible dans le plasma. Tout comme la précédente, nous ne la croyons pas en relation avec le cytopharynx ; quelquefois, nous l'avons vue doublée par une ligne de petits granules chromatiques (cf. grains périaxostyliques), (fig. 313, 315, pl. XIX). Ces fibrilles chromatiques, contrairement à ce que croit K. BELAR, sont en rapport avec les blépharoplastes.

Le noyau, très antérieur, sphérique ou un peu conique en avant, a bien la structure reconnue par tous les auteurs : chromatine formant une ou deux masses semi-lunaires appliquées sous la membrane nucléaire ; parfois, un petit caryosome subcentral uni à la périphérie par des tractus chromatiques irréguliers.

Le cytostome s'ouvre dans la région des blépharoplastes, peut-être même au centre de l'angle formé par leurs desmosomes. Mes images le montrent tantôt en dedans, tantôt un peu en dehors, d'où la difficulté

de se prononcer. Le cytopharynx très étroit s'enfonce en plein plasma et généralement pénètre jusque dans la deuxième moitié du corps ; le fond du cul-de-sac s'élargit un peu.

Le plasma est encombré de Schizophytes ingérés, parmi lesquels on reconnaît : Bacilles, Spirilles, Cocci, etc. Par la coloration vitale au rouge neutre, on met en évidence un système de petites vacuoles réparties à peu près uniformément dans tout le corps.

2. — Interprétation des structures.

Notre description concorde, assez bien, avec celle de KOFOID et SWEZY, mais la découverte d'un appareil parabasal change l'interprétation des structures.

La fibrille ventrale recourbée en crochet, assimilée par CHALMERS et PEKKOLA, puis par KOFOID et SWEZY au parabasal, n'a aucun rapport avec cet organite. Elle ne se reproduit pas par fissuration longitudinale mais pousse à partir d'un blépharoplaste. Les auteurs américains ont été conduits à commettre cette erreur à cause de l'homologie erronée qu'ils établissent entre l'appareil parabasal des Polymastigines telles que *Devescovina*, *Tetramastix* et la côte des *Trichomonas*. Cette fibrille ventrale du *Chilomastix* correspond probablement à la véritable côte des *Trichomonas*, mais elle acquiert une taille qui n'est pas proportionnelle à celle du flagelle récurrent. Cette considération ne fortifie pas l'homologie entre les deux organites ; peut-être que l'étude de nouveaux Flagellés permettra d'accorder une autre signification à la fibrille ventrale.

Quant au parastyle, nous le comprenons comme un axostyle arrêté dans son développement ; il se forme, si l'on accepte les données de KOFOID et SWEZY, à la manière du bâtonnet axial des *Trichomonades*. La présence, inconstante d'ailleurs, de granules sur l'un de ses côtés ne suffit pas à le rapprocher d'une côte ; nous savons que l'axostyle des *Trichomonas*, lors de sa formation, offre le même aspect et les grains péri ou endoaxostyliques persistent dans les adultes de plusieurs espèces. KOFOID et SWEZY ont homologué le parastyle aux racines flagellaires des *Octomitus* et des *Giardia*. Cette assimilation est fautive ; nous répétons, encore une fois, que chez les Diplozoaires les portions intracytoplasmiques des flagelles n'ont pas la signification morphologique d'axostyles. Si

l'on maintient cette manière de voir, on est obligé de reconnaître chez une *Giardia* l'existence, non pas de deux axostyles, mais bien de quatre : les racines des flagelles de la deuxième paire étant aussi épaisses que celles de la quatrième. Pour ces diverses raisons, nous ne comprenons pas les similitudes structurales qui permettraient de voir, dans les *Chilomastix*, les ancêtres des *Giardia*.

Les *Chilomastix* possèdent les attributs des Trichomonades, mais à des degrés de développement différents. Ainsi le cytopharynx, étroit et profond chez les premiers, se dilate chez les secondes et s'enfonce moins avant dans le corps. L'axostyle est rudimentaire et fibrillaire, chez les *Chilomastix* ; gros et hyalin, chez les *Trichomonas*. La côte a, sensiblement, la même force dans les deux genres. La localisation du flagelle récurrent dans le pharynx a une minime importance.

La division des deux Protozoaires à l'état de trophozoïte se présente sous des aspects bien différents. Chez les *Chilomastix*, l'appareil flagellaire disparaîtrait et les éléments moteurs des individus fils seraient engendrés de toute pièce par les centrioles directeurs de la figure mitotique¹. Cette particularité, qui manque complètement dans la mitose des *Trichomonas*, se retrouve chez les *Lophomonas* (JANICKI, KUDO).

L'enkystement de *Chilomastix* s'effectue avec conservation de la plupart des organites chromatiques (côte, parastyle, flagelle postérieur)² ; celui des *Trichomonas* s'accompagne au contraire, de leur perte.

Bref, les plans d'organisation des trophozoïtes sont comparables ; par contre, division et enkystement sont très différents.

1. N'ayant pu observer la division des *Chilomastix*, malgré le nombre considérable d'individus examinés, j'accepte la description qu'en donne K. BELAR pour le *C. aulastomi*.

2. Nous avons trouvé plusieurs kystes binucléés de *Chilomastix Caulleryi* ; ils ne possédaient qu'un seul système de fibrilles et de blépharoplastes, ceux-ci au nombre de 5. Cette observation ne cadre guère avec la division sous le kyste, telle que l'ont décrite KOFOLD et SWEZY ; mon étude, trop limitée, ne m'autorise pas à apporter un jugement solidement motivé.

PARTIE GÉNÉRALE

CHAPITRE XIII

L'APPAREIL PARABASAL

Cet organite, si caractéristique des Protomastigines, mérite d'être l'objet d'une étude spéciale, tant par son importance morphologique et physiologique que par les conceptions théoriques dont il a été le point de départ.

1. — Historique général.

Chez les Herpétomonadinés et les Bodoninés, où il est relativement peu connu sous le nom d'appareil parabasal, il a reçu les appellations et les attributions les plus diverses : nucléole (RABINOWITSCH et KEMPNER 1899), micronucleus (PLIMMER et BRADFORD 1899), blépharoplaste ou racine flagellaire (WASIELEWSKI et SENN 1900), blépharoplaste ou centrosome (LAVERAN et MESNIL 1901), kinétonucleus (WOODCOCK 1906 et MINCHIN 1908), centrosome extranucléaire (MOORE et BREINL 1907), noyau blépharoplastique (ROSENBUSCH 1909).

HARTMANN et PROWAZEK (1907), puis HARTMANN et JOLLOS (1910) et enfin HARTMANN (1911), adoptant et amplifiant certaines idées qui avaient cours entre 1895 et 1905 (voir en particulier les travaux de SCHAUDINN), créent un ordre nouveau de Protistes, les *Binucléates*, renfermant les Hémospories, les Hémoflagellés et certaines formes libres, telles que les *Bodo* (= *Prowazekia* d'HARTMANN). Le second noyau, au moins pour les Hémoflagellés, n'est pas autre chose que notre appareil parabasal. Cette théorie a été sapée, à la base, par maints travaux, il n'est pas exagéré de dire qu'il n'en reste absolument rien. Son principal auteur, HARTMANN (avec NÖLLER 1918) a montré lui-même que le « kinetonucleus » du *Trypanosoma Theileri* ne se divise pas par mitose. Nous ne discuterons

donc que très incidemment cette vue, toute théorique dont l'intérêt est périmé.

Chez les Trichonymphines, GRASSI et FOÁ, dès 1904, donnèrent une belle étude du collier (=parabasal) des *Joenia*. Rappelons que chez divers Flagellés (*Bicocoea* et *Proteromonas*), PROWAZEK (1903-04) interprétait l'appareil parabasal comme un chromidium; nous avons fait justice de cette opinion. JANICKI (1911 et 1915) a compris que les éléments appelés différemment chez les Bodoninés, les Poly- et les Hypermastigines correspondent à un même organite qu'il nomma appareil parabasal.

En 1916, O. SWEZY dresse une critique générale de la conception d'HARTMANN et montre, en s'appuyant sur les travaux de CHAGAS (1909) et de I. MAC CULLOCH (1915), que le kinétonucleus (grain flagellaire basal exclu) s'homologue à l'appareil parabasal des autres Protomastigines.

ALEXEIEFF (1916-17-24) s'est occupé dans divers mémoires et notes de cet organite et en fait un plaste mitochondrial producteur de glyco-gène; il rejette les termes de kinétonucleus et d'appareil parabasal qu'il remplace respectivement par ceux de kinétoplaste et de parasome. Ce dernier est inacceptable, puisque les histologistes l'emploient depuis 1894, (HENNEGUY 1894-96) pour désigner certaines formations chromatiques situées en dehors du noyau, dans le cytoplasme.

WOODCOCK (1916), resté fidèle à la théorie des Binucléates, explique que le kinétonucleus, par son rôle régulateur de la relation nucléoplasmique, rend la sexualité inutile.

BOECK (1919) applique aux *Giardia* les conceptions d'ALEXEIEFF et estime que les corps parabasaux constituent des réserves utilisées surtout au cours de l'enkystement.

DUBOSCQ et GRASSÉ (1924-1925) démontrent la véritable structure de cet organite chez les Poly- et Hypermastigines et le comparent à l'idiozome de la spermatide. J'ai eu l'occasion de suivre certaines modifications qui laisseraient croire à sa fonction sécrétrice.

2. — Structure fondamentale et rapports avec les autres parties de la cellule.

Nos études nous permettent d'établir deux sortes de structures: l'une se trouve réalisée chez les Herpétomonadinés et les Bodoninés, l'autre chez les Poly- et Hypermastigines.

Malgré l'emploi des techniques les plus variées, nous n'avons vu qu'une seule substance dans l'appareil parabasal de la première catégorie. Le « kinetonucleus » des Trypanosomes, des *Bodo*, des *Proteromonas* se colore uniformément par l'hématoxyline et les autres colcrants que nous avons mis en œuvre. Dans quelques cas, on lui reconnaît un aspect hétérogène qui paraît dû à des inégalités de différenciation ; l'organite affecte, alors, une vague allure nucléaire qui peut avoir une autre cause, comme nous le montrerons plus loin. Autour du « kinetonucleus » des Herpétomonadinés règne une auréole incolore que j'ai interprétée, pendant bien longtemps comme un artefact ; les colorations vitales m'ont amené à changer d'opinion. Je me suis rendu compte que l'organite baigne dans une atmosphère liquide, différente du plasma ambiant. E. BECKER (1923 a) a fait une observation analogue sur *Crithidia gerroidis*¹. Doit-on incorporer cette partie liquide à l'appareil parabasal et l'assimiler à la substance chromophobe ? Question à laquelle il est bien difficile de répondre. Je me contenterai de signaler que chez *Trypanosoma Brucei*, après fixation par les vapeurs osmiques et coloration à l'hématoxyline, on voit, sur bon nombre d'individus, que le flagelle, à peine renflé à la base, se termine au contact de la vacuole, en arrière de laquelle la substance chromatique forme, très souvent, une calotte irrégulière (fig. 318, pl. XIX). Remarquons que chez de vrais Bodoninés tels que les *Cryptobia* et les *Proteromonas*, il n'existe rien de semblable².

L'appareil parabasal des Herpétomonadinés s'offre à nous sous la forme d'une petite sphère (*Trypanosoma* et *Herpetomonas* divers), d'un grain géminé (*H. muscae-domesticae*, *Crithidia leptocoridis*), d'un bâtonnet transversal (*T. Lewisi*, *H. jaculum*...). Chez les Bodoninés, c'est soit une masse en forme de larme ou de sphère (*Bodo*), soit une baguette se prolongeant plus ou moins vers l'arrière (*Cryptobia*), soit un boudin contourné (*Proteromonas*).

Chez les Polymastigines et les Hypermastigines, fondamentalement, l'organite se présente sous la forme d'un bâtonnet ou d'un cylindre constitué de deux parties ; l'une se colore vivement par l'hématoxyline et quelques autres réactifs, l'autre est très difficilement colorable et plus ou moins abondante suivant les cas. Après avoir décrit la disposition de

1. Pour ROSENBUSCH (1903) cette vacuole représenterait le noyau dont la partie centrale colorable serait le caryosome.

2. C.-H. MARTIN (1910) a représenté (fig. 4 de sa planche) un appareil parabasal à deux substances chez *Cryptobia congeri* (= *C. Dalhi*).

ces substances chromophile et chromophobe dans plusieurs appareils, il nous paraît inutile d'y revenir longuement.

Chez les Hypermastigines, si remarquables par la tendance à la multiplication de tous leurs éléments, l'appareil parabasal subit, lui aussi, une sorte de polymérisation. Nous avons suivi le processus, avec le professeur DUBOSCQ (1925 a), chez *Holomastigotes elongatum* et aussi chez *Spirotrichonympha flagellata*. Nous ne pouvons ici nous étendre sur le cas des Hypermastigines; il nous entraînerait dans des développements trop étendus et d'ailleurs nous publierons prochainement, une étude sur divers Flagellés de Termites, dans laquelle nous examinerons la question plus complètement. Néanmoins, je tiens à formuler deux remarques importantes :

1° Quels que soient le nombre et la disposition des appareils parabasaux d'une Hypermastigine, on retrouve dans chacun d'eux la structure fondamentale décrite pour l'unique organite des Polymastigines. La notion d'élément ou de corps parabasal s'impose. Ainsi, nous aurons des *Holomastigotes* ou des *Spirotrichonympha* à un, deux, cinq, dix corps parabasaux (voir DUBOSCQ et GRASSÉ 1925 a). [JANICKI nomme parabasalia les éléments du collier de *Joenia*].

2° Le nombre des corps parabasaux ne dépend ni du nombre des noyaux ni de celui des flagelles ou des groupes de flagelles. Tous ces organites se multiplient indépendamment les uns des autres.

L'appareil parabasal se tient toujours en rapport avec le blépharoplaste ou le centroblépharoplaste. Cette règle ne paraît pas souffrir d'exception. L'insertion sur le blépharoplaste se fait de deux façons : soit directement, soit par l'intermédiaire d'un lien chromatique (filament parabasal dè JANICKI). Les deux dispositifs nous semblent pouvoir exister dans une même espèce. Le filament qui se voit très nettement chez certains *Trichomonas* et *Tetramastix* pourrait bien n'être qu'une portion étirée de la substance chromophile. JANICKI a très exactement représenté les deux substances des corps parabasaux de *Calonympha Grassii*, mais a assimilé, avec doute il est vrai, la substance chromophile au filament. CUTLER (1919) et ANDREWS (1925) ont commis la même confusion pour les *Trichomonas Immsi* et *termopsidis*. Chez ce dernier qui possède un appareil parabasal extrêmement développé, ANDREWS appelle « chromatic filament » la substance chromophile parfaitement distincte de la chromophobe.

L'existence d'un filament ne fait cependant point de doute, chez les

Joenia (regolo de GRASSI et FOÁ), ni chez *Parajoenia* pas plus que chez *Trichonympha* où chaque latte de la corbeille s'attache au centrosome par l'intermédiaire d'un fil chromatique très ténu.

Dans les Hypermastigines monoénergides à spires flagellifères telles que *Spirotrichonympha* et *Holomastigotes*, pour parler de celles chez lesquelles l'appareil parabasal est connu, les corps parabasaux sont suspendus aux fibres sous-flagellifères qui aboutissent au centrosome terminal.

Les *Pyrsonympha* font, en apparence, exception à cette règle ; leur appareil parabasal se compose d'un nombre variable d'éléments qui s'appliquent étroitement contre la membrane nucléaire (DUBOSCQ et GRASSÉ 1925 c) et ne paraissent pas en liaison avec le centrobépharoplaste. Cette exception est peut-être plus apparente que réelle, car il n'est pas absurde de supposer que ces corps parabasaux ont pu être en relation avec le centrosome. En somme, nous avons déjà vu se produire une telle éventualité pour les *Tetramastix*, chez lesquels il n'est pas rare d'observer un parabasal à substance chromophile fragmentée (simulant des dictyosomes), sans liaison avec le blépharoplaste. Et dans les pseudo-kystes de *Proteromonas*, nous sommes bien sûrs que l'appareil parabasal n'aboutit pas constamment au centrosome. La relation avec le système centrosomien constitue la règle, mais sous certains états l'appareil parabasal peut recouvrer sa liberté.

Chez les Herpétomonadinés et les Bodoninés, les rapports de l'appareil parabasal avec le blépharoplaste restent les mêmes. Plusieurs auteurs les ont exactement figurés, chez les *Trypanosoma*, *Herpetomonas*, *Crithidia*, *Leishmania* et *Cryptobia*. Bien peu les ont correctement interprétés. Nous accorderons une mention spéciale aux travaux de I. MAC CULLOCH (1915, 17 et 19) qui ont permis d'établir, en toute certitude, l'homologie entre le kinetonucleus et l'appareil parabasal, faisant accomplir du même coup un gros progrès à la connaissance cytologique des Protomastigines.

Je ne me suis pas borné à admettre les données de cet auteur, je les ai soumises au contrôle de l'observation, en utilisant comme matériel d'étude *Trypanosoma Brucei*, *T. platydactyli*, *Herpetomonas jaculum*, *H. pyrrocoris*. Sans aucun doute, l'appareil parabasal se distingue en toute netteté du grain basal auquel il se rattache par des filaments disposés de diverses façons. CHAGAS (1909) chez *Schizotrypanosoma Cruzi*, MAC CULLOCH chez *Crithidia leptocoridis* et *euryophthalmi* décrivent une sorte de faisceau fibrillaire partant du parabasal pour converger sur le blé-

pharoplaste. LWOFF (1925) signale, dans des *Leishmania Donovanii* de culture, une disposition analogue. Il nous semble bien que chez *Herpetomonas pyrrhocoris* il en est de même, mais j'ai eu l'impression qu'il n'y avait réellement que deux fibrilles (fig. 317, pl. XIX).

Chez *Herpetomonas muscae-domesticae*, E. BECKER (1923 b) ne signale pas l'existence d'un tractus entre les deux organites qui, parfois, entrent en contact ; c'est le cas que j'ai retrouvé chez *T. Brucei* (fig. 318, pl. XIX). Mais il existe un troisième dispositif : le blépharoplaste inclus dans l'appareil parabasal. HOLLANDE (1922) semble l'avoir vu dans son *Herpetomonas leptotrypanoides*. Chez *Trypanosoma pladydactyli* certains individus me l'ont nettement montré (fig. 316, pl. XIX). Je pense qu'il se rencontre chez beaucoup d'espèces et a conduit les auteurs qui l'ont observé à confondre les deux éléments. Peut-être que le blépharoplaste ne baigne pas dans la substance du parabasal, mais est contenu dans une dépression, le troisième cas se ramènerait au second. De toute façon, le complexe appareil parabasal $\times$ blépharoplaste simule un petit noyau dont le grain basal serait le caryosome.

Chez les Bodoninés, les rapports entre les deux organites se présentent comme dans les autres groupes, nous les avons minutieusement étudiés chez les *Proteromonas* et sommes arrivés à conclure, en faisant quelques réserves, que le boudin parabasal peut s'attacher sur le grain basal ou sur le centrosome. Nous avons même expliqué l'origine de ces deux insertions. Chez les *Bodo* et les *Cryptobia*, les blépharoplastes se mettent généralement en contact avec l'appareil, mais dans certaines espèces, les grains basaux s'en tiennent loin ; on n'a pas décrit, à ma connaissance, de fibrille allant de l'une à l'autre formation. Le plus souvent, seul, le blépharoplaste du flagelle antérieur de *Cryptobia heliciis* se met en relation avec le parabasal (fig. L XXIII).

K. BELAR (1915), fidèle partisan de la théorie des Binucléates, a donné de la structure de *Rhynchomonas nasuta* un schéma très différent. Ce curieux Bodoniné posséderait normalement deux kinetonuclei, unis entre eux et au noyau par des fibrilles chromatiques. Les deux flagelles partiraient du kinétonucleus antérieur sans l'intermédiaire d'aucun grain basal. Notre interprétation est tout autre ; le trophozoïte au repos ne possède qu'un seul appareil parabasal. K. BELAR a vu d'ailleurs un grand nombre de ces individus et dans une infusion putride que nous avons étudiée, ils étaient en énorme majorité. Les exemplaires à double appareil parabasal (fait banal chez maintes Protomastigines) se

trouvent en état de prédivision. Tant qu'à l'absence de grain basal, nous ne l'admettons pas; les figures non schématiques de K. BELAR montrent seulement des kintonuclei massifs. En réalité, le grain basal repose contre le parabasal qui m'a semblé pouvoir l'englober parfois (fig. LXVIII). La fibrille qui en part a la valeur d'un simple rhizoplaste. *Rhynchomonas nasuta* ne fait donc nullement exception à la règle générale que nous avons énoncée.



FIG. LXVIII. *Rhynchomonas nasuta* Vap. os. H. E. $\times 3500$.

L'appareil parabasal se tient très souvent au voisinage du noyau sinon à son contact (cas de *Pyrrsonympha*). On a vu, dans les pseudo-kystes de *Proteromonas lacertae*, les crochets et les griffes qui enserrant le nucleus (fig. 95, pl. XI); dans plusieurs Trichomonades, l'appareil parabasal repose directement sur lui. De cette position, on ne peut rien conclure car, dans bien des cas, les deux organites se placent loin l'un de l'autre. Nous n'avons jamais vu de relation établie entre eux par l'intermédiaire de quelque filament. Je crois que la fibrille qui, d'après

I. MAC CULLOCH et O. SWEZY, se rendrait de l'un à l'autre, part en réalité du blépharoplaste et a la valeur d'un rhizoplaste. O. SWEZY (1916) a représenté une telle fibrille dans son *Trypanoplasma carassii*, nous n'avons pu la retrouver dans aucune Cryptobie.

3. — Propriétés physico-chimiques.

L'indice de réfraction de l'appareil parabasal étant sensiblement égal à celui du plasma, l'organite se voit difficilement sur le vivant; il possède une réfringence suffisante pour être reconnu chez les Trypanosomes, les *Proteromonas*, les *Tetramastix*, les *Joenia*.

La coloration vitale ne s'obtient qu'avec les plus grandes difficultés; pour ma part, j'ai pu la réussir quelquefois chez le *Tetramastix bufonis* en utilisant une solution salée de vert Janus B au 1/30000^e et plus fréquemment chez les *Herpetomonas jaculum* et *pyrrhocoris*. SHIPLEY (1916) et E. BECKER (1923) sont les premiers à l'avoir réalisée (*T. Lewisi*, *H. muscae-domesticae* et *Crithidia gerridis*). La teinte prise tire sur le vert bleuâtre, elle n'apparaît pas tout de suite et ne se manifeste souvent que plusieurs heures après la mise en contact avec le colorant. J'ai obtenu les meilleurs résultats en laissant exposée à l'air, dans une chambre humide, la goutte de liquide contenant les Flagellés. Dans le cas des Herpéto-

monadinés, je répète que le « kinetonucleus » repose dans un milieu fluide parfaitement hyalin. Rappelons que depuis les observations de WERBITZKI (1910), maints protistologues ont coloré électivement, *in vivo*, l'appareil parabasal par diverses substances, telles que la pyronine, le jaune d'acridine et l'oxazine. On sait que cette coloration détruit l'organe sans altérer la vitalité du Flagellé. ALEXEIEFF (1917 e) aurait coloré le « kinetonucleus » de *Bodo caudatus* par le bleu de Nil.

JANICKI (1910) a mis en évidence, sur le vivant, l'appareil parabasal des *Lophomonas blattarum* en les traitant par une solution aqueuse d'acide picrique. J'ai utilisé cette méthode sur les mêmes animaux et sur *Joenia annectens*, les résultats furent toujours douteux, je n'ai constaté aucune électivité caractérisée du réactif pour un élément cellulaire.

Nous avons mentionné déjà à plusieurs reprises la grande susceptibilité de l'appareil parabasal des Poly- et Hypermastigines, vis-à-vis de l'acide acétique. Elle fut remarquée, dès 1904, par A. FOÀ pour les lattes de la corbeille de *Trichonympha*. CUTLER et WENRICH précisèrent encore que la présence de cet acide rend impossible la conservation de cet élément. Nous avons pleinement confirmé ces observations. Cette année même, KUDO soutient contre tous que l'acide acétique ne détruit pas l'appareil parabasal de *Lophomonas blattarum*. Nos préparations de cette même espèce nous interdisent de souscrire à cette opinion ; le liquide de Schaudinn peut, évidemment, ne pas dissoudre complètement l'organe, sur l'emplacement duquel persistent des vésicules ou du plasma qui se coloreront par l'hématoxyline, mais la structure profondément altérée devient méconnaissable.

L'acide acétique agit d'abord sur la substance chromophobe, la gonfle puis en provoque la dissolution. La substance chromophile résiste beaucoup plus, il n'est pas rare d'en retrouver des traces après un traitement prolongé par un liquide moyennement acidifié. L'appareil parabasal des Herpétomonadinés et des Bodoninés ne manifeste pas la même sensibilité ; après le Schaudinn ou le Flemming acétique le « kinetonucleus » persiste sans modifications apparentes. Mais, il ne faudrait pas croire que l'acide acétique favorise sa coloration : sur *Proteromonas lacertae* j'ai observé l'action néfaste de ce réactif ; les cordons du réseau parabasal des pseudo-kystes se rétractent, se dissolvent par endroits. Il est impossible d'en obtenir une image exacte en usant des liqueurs acétiques. Avec les *Cryptobia* et beaucoup de *Bodo*, on constate des faits analogues et la disparition complète de l'appareil se produit souvent.

En résumé, l'action destructive de l'acide acétique sur le parabasal est générale. Le degré de résistance varie avec les familles, avec les espèces même ; grossièrement, on peut dire qu'il diminue en allant des Herpétomonadinés aux Hypermastigines.

L'acide osmique, l'acide chromique, le bichromate de potasse, le sublimé et aussi, mais à un degré moindre, le formol assurent la conservation de l'appareil parabasal. En somme, les fixateurs dits mitochondriaux le fixent en même temps que le chondriome.

L'acide osmique ne se contente pas de le fixer mais peut encore l'imprégner. Les meilleurs résultats ont été obtenus par le procédé de MANN-KOPSCH¹ ou de PRENANT-KOPSCH. La marche de l'imprégnation s'effectue avec une grande lenteur. KUDO (1926) n'a abouti qu'à des échecs avec la même méthode, mais peut-être n'a-t-il pas été assez patient. Les Trichonymphines constituent un matériel de choix ; avec les *Trichonympha*, *Devescovina*, *Spirotrichonympha*, *Joenia*, etc. on obtient des images de la plus grande beauté. On y distingue les deux substances chromophile et chromophobe ; la première apparaît en noir franc, tandis que la seconde s'estompe en gris. Nous avons imprégné le parabasal du *Trichomonas batrachorum* et même celui du *Trypanosoma Brucei* au bout de 60 jours environ.

L'imprégnation s'obtient encore par l'argent en usant des méthodes de CAJAL ou de da FANO-LUELMO. La fixation à base de nitrate de cobalt est supérieure à celle qui fait appel au nitrate d'urane. Les résultats ont toujours été inférieurs à ceux que donne l'acide osmique, sauf peut-être en ce qui concerne *Joenia* et *Holomastigotes*.

Nous avons pratiqué les techniques de détection des substances lipoides. La méthode de SMITH-DIETRICH nous a permis de colorer l'appareil parabasal à l'exclusion de tout autre élément, et ce chez les Trichonymphines aussi bien que chez les Polymastigines et les Bodoninés. Les appareils de *Devescovina*, de *Proteromonas*, pour prendre un cas particulier, se montrent en toute netteté ; chez *Trichonympha*, les bâtonnets de la corbeille apparaissent sous la forme d'une rangée de sphérules. La substance chromophobe ne se colore pas ou se teinte très légèrement.

1. Les Flagellés sont immergés pendant une à trois heures dans le mélange :

Sublimé à saturation.....	1 vol.
Acide osmique à 2 p. 100.....	1 vol.

Après un lavage rapide à l'eau distillée, ils sont portés dans de l'acide osmique à 2 p. 100 et mis à l'étuve à 30°. Ils y restent un temps variable presque toujours supérieur à un mois, j'ai obtenu de très belles imprégnations, chez les *Pyronympha*, seulement au bout de 60 jours. Il est bon de renouveler le liquide de temps à autre,

Avec les *Cryptobia* (*C. helicis*) les résultats furent toujours négatifs.

La méthode de CIACCO telle que l'indique cet auteur ne nous a fourni que des colorations très pâles, sans électivité caractérisée. Après divers tâtonnements, nous avons utilisé le procédé suivant :

1° Exposition des Flagellés à des vapeurs d'acide osmique pendant un temps variable n'excédant pas 20 secondes.

2° Lavage à l'eau de source, 10 minutes.

3° Chromisation au bichromate de potasse à 3 p. 100, pendant une heure, à 37°.

4° Rinçage à l'eau distillée.

5° Coloration dans le Soudan III (solution alcoolique saturée) pendant un temps variable, généralement plus de 24 heures, à une température de 37°.

6° Montage au sirop d'Apathy.

Par cette technique nous avons coloré en rose vif l'appareil parabasal de divers flagellés : *Trichonympha*, *Devescovina*, *Hexamastix*, etc.

Comme PROWAZEK, ALEXEIEFF et BOECK ont pris le « kinetonucleus » pour un plaste producteur de glycogène, il était tout indiqué de rechercher ce corps dans l'appareil parabasal ou dans son voisinage ? Tant par la solution de Lugol que par le carmin de Best, les résultats furent constamment négatifs ; j'ai bien décelé du glycogène chez les Flagellés intestinaux, mais jamais dans l'appareil parabasal.

Examinons, en détail, le cas de *Proteromonas lacertae* chez lequel PROWAZEK (1904), WITHMORE (1911) et ALEXEIEFF (1916 b) ont recherché le glycogène. Le premier de ces auteurs trouve en arrière du noyau quelques paillettes de cette substance qu'il fait apparaître par la solution iodo-iodurée. WITHMORE utilise les méthodes au carmin de Best et au violet de gentiane de Lubarsch ; la première lui donne des résultats négatifs ; par la seconde, il colore en bleu le parabasal et en conclut que cet élément contient une substance analogue au glycogène. ALEXEIEFF assimile les grains périnucléaires (presque tous sont des grains frontaux) de *P. lacertae* et aussi de *Tetramastix bufonis* à des mitochondries élaboratrices de glycogène. Pour lui, les corps chromidiaux de PROWAZEK, à position rétronucléaire (= appareil parabasal), représenteraient plutôt un dépôt de substance de réserve, proglycogène, qui dériverait des mitochondries périnucléaires. ALEXEIEFF ne donne pas d'indications sur les procédés microchimiques qui lui auraient permis de caractériser ces corps ; dans ses divers travaux, je n'ai pu en relever qu'une, relative

au *Bodo edax* (1917 a) chez lequel il mettrait en évidence, au moyen de la liqueur iodo-iodurée, dans le kinetonucleus des gouttelettes de glycogène plus ou moins nombreuses qui sont étroitement appliquées contre la surface. Mais, en 1924 b, ALEXEIEFF devient plus prudent et semble bien reconnaître que le parabasal ne donne pas directement du glycogène. Il revient aussi sur l'observation relative à *Bodo edax* mais son texte ne m'a pas permis de comprendre si les granules périphériques sont internes ou externes.

Sur *Proteromonas lacertae*, nous avons répété plus de dix fois la recherche du glycogène ; nous en avons décelé chez quelques individus des granules épars ou des plages diffuses dans le plasma. Chez les *Bodo* libres, mêmes résultats, mais nous devons reconnaître que les espèces étudiées n'étaient pas l'*edax*.

Avec les autres Flagellés intestinaux, les réactions se présentent d'une façon analogue et ne comportent que d'insignifiantes variantes. Nous nous croyons autorisé à conclure que le glycogène existe d'une façon inconstante chez les Flagellés intestinaux et qu'il paraît sans rapport génétique avec l'appareil parabasal.

La plupart des colorations obtenues, après les fixations courantes, ne présentent pas un gros intérêt, leur électivité étant très relative. Pourtant, je citerai certaines d'entre elles qui permettent de colorer différemment noyau et appareil parabasal. Indiquons, tout d'abord, la méthode de MANN, car elle donne des résultats fort nets. Sur une préparation bien réussie, le noyau prend une belle teinte bleue, tandis que l'appareil parabasal montre sa partie chromophile en pourpre et la chromophobe en rose plus ou moins vif. Nous avons réussi des frottis de *Trichomonas batrachorum* qui ont une grande valeur démonstrative¹. Avec les mélanges de GIEMSA, de HOLLANDE, etc., les résultats varient suivant le fixateur ; si le plus souvent, le noyau comme le « kinetonucleus » se colorent en rouge il n'en est pas toujours ainsi, et j'estime même qu'on relève toujours quelque différence entre les deux teintes. Après fixation osmique de *Cryptobia helicis*, le noyau prend une belle couleur pourpre, tandis que le parabasal tire nettement sur le violet foncé ; chez les Trypanosomes tout se passe de même. ROSKINE (1923b) a pu écrire, à propos de *Cryptobia Dalhi*, que le pouvoir colorant du noyau est fondamentalement différent de celui du « kinetonucleus ». Avec le Mallory, le noyau

1. Pratiquer la coloration de MANN (bleu de méthyle, éosine) de préférence après fixation au sublimé.

devient rouge-jaunâtre, le « kinetonucleus » jaune-verdâtre ; avec le mélange d'Ikeda (alun de fer, alizarine, bleu de toluidine), noyau bleu, « kinetonucleus » rouge ou violet pourpre, etc. Il ressort nettement de tout ceci que l'appareil parabasal n'est pas constitué par de la chromatine¹. Récemment BRESSLAU et SCREMIN (1924) ont prétendu, en appliquant aux Trypanosomes la réaction de FEULGEN, que le « kinetonucleus » serait formé par une substance très analogue à la chromatine nucléaire. Mais la valeur de cette réaction reste bien aléatoire ; ce n'est d'ailleurs pas la seule donnée comme élective et colorant de la même façon les deux organites. On sait depuis longtemps que, par la méthode de TWORT, ils deviennent également rouges. Ces résultats ne peuvent prévaloir contre ceux qui montrent si clairement la différence de nature entre noyau et kinetonucleus.

La méthode de GICKLHORN permet de mettre en évidence les grains basaux, tandis que l'appareil parabasal demeure incolore.

De l'énumération précédente, se dégage clairement l'impression que le bâtonnet chromophile de l'appareil parabasal se compose, en partie, de substances lipoides (réactions de SMITH-DIETRICH, du Soudan III, réduction lente de Os O₄) dont la proportion varie avec les familles considérées. Elles paraissent plus abondantes dans l'organite des Hyper- et Polymastigines que dans celui des Bodoninés et Herpétomonadinés. Il est permis de supposer que ces substances sont portées par un substrat de matière protéique, dont le taux variable explique les degrés de la résistance à l'action de l'acide acétique. Quant à la nature de la substance chromophobe, elle reste énigmatique ; la difficulté de sa coloration et de sa fixation ne suffisent pas à la caractériser. Nous reparlerons d'elle à propos de la fonction de l'appareil parabasal.

4. — L'appareil parabasal est un organite constant des Protomastigines

Malgré les travaux de GRASSI, JANICKI, ALEXEIEFF et SWEZY l'incertitude régnait sur l'existence réelle de l'appareil parabasal dans toutes les Protomastigines. Nos études nous autorisent à répondre par l'affirmative.

Chez les Herpétomonadinés et les *Bodo*, la question se présentait avec

1. ALEXEIEFF aurait coloré le parabasal de certains *Bodo* par le vert de méthyle acétique ; j'ai pratiqué cette méthode sur de nombreux Flagellés, elle m'a toujours fourni des résultats négatifs.

simplicité, le « kinetonucleus » étant déjà connu chez tous les représentants de ces deux groupes. La distinction faite par HARTMANN entre les *Prowazekia* à kinetonucleus et les *Bodo* qui en seraient dépourvus n'a pas tenu ; tous les *Bodo* possèdent un appareil parabasal. Le terme *Prowazekia*, nous l'avons dit, consacre une erreur d'observation.

Par contre, chez les Hyper- et Polymastigines, très nombreuses étaient les formes dont le parabasal restait inconnu. Dans le présent mémoire, nous l'avons décelé à tous les stades des *Proteromonas*, des *Trichomonas*, des *Monocercomonas*, des *Polymastix*, des *Chilomastix*, des *Hexamastix*. Il suffit d'appliquer des techniques appropriées pour le découvrir. Nous sommes convaincus que l'étude cytologique des formes libres, *Collodictyon*, *Tetramitus* et autres, confirmera pleinement notre manière de voir. Les *Bicocoecidés* portent un appareil parabasal ; PROWAZEK, dès 1903, l'a décrit chez une *Bicocoecca* et l'a interprété comme un chromidium.

Cet organite n'apparaît donc plus comme une formation spécifique et contingente. Il devient un des traits caractéristiques de la morphologie des Protomastigines. Non seulement, il existe chez toutes¹, mais s'y retrouve à tous les stades. Sous l'état de trophozoïtes, de schizontes, de kystes les Trypanosomes, les Herpétomonades, les *Bodo* possèdent leur « kinetonucleus ». Cela est également vrai pour les Polymastigines, rappelons le cas des *Tetramastix*, des *Trichomonas*, des *Monocercomonas* qui, enkystés, montrent un beau parabasal au voisinage du noyau. Toutefois, les kystes de *Lophomonas*, d'après JANICKI et KUDO en seraient dépourvus.

On peut se demander si cet organite ne se rencontre pas dans des groupes de Flagellés autres que les Protomastigines. KOFOID et CHRISTIANSEN (1915 a) assimilent à un appareil parabasal les deux corps chromatiques des *Giardia* situés au-dessus de la portion interne des fouets postérieurs. ALEXEIEFF (1917 a) fait de même pour les deux masses sidérophiles qui se tiennent de part et d'autre des racines flagellaires des *Octomastix* et leur donne toujours, suivant sa conception, une valeur mitochondriale. Ces homologations paraissent assez logiques,

1. Il existerait des Trypanosomes dépourvus de kinetonucleus, tel serait le cas de *T. equinum*. Dans les cultures, on observe parfois l'apparition d'individus « amiconucléés ». Cette question mérite d'être étudiée de plus près. Notons que LAVERAN (1919) a vu réapparaître le kinetonucleus dans une race acentrosomique de *T. Evansi* au 945^e passage dans une Souris.

mais certaines observations ne laissent pas d'être embarrassantes. Ainsi, ces corps résistent à l'acide acétique et ne sont pas en relation avec le blépharoplaste. Aussi, en 1924, [dans une note sur *Octomastix parvus*, j'écrivais : « La nature des masses sidérophiles de notre *Octomastix* demeure énigmatique et je pense qu'il en est de même pour les corps virguliformes des *Giardia*. » Aujourd'hui, je serai plus conciliant, mais je tiens à rapporter un fait qui me rend bien perplexe. Des *Giardia agilis*, provenant d'un Tétard de *Pelobates cultripes*, fixées par la méthode des vapeurs osmiques et fort bien colorées par l'hématoxyline, ne contenaient pas

de « corps parabasaux ». Etant donnée la grande précision de cette technique, ne serait-on pas en droit de tenir pour incertaine l'homologie des corps virguliformes avec l'appareil parabasal ?

ALEXEIEFF (1917 c) a comparé l'anneau buccal de *Cyathomonas* et les grains péripharyngiens de *Chilomonas* à notre organite. Cette manière de faire ne me paraît point choquante. D'après ULELHA (1911) (fig. LXIX), le « Mundring » de *Cyathomonas* se tient en relation avec le blépharoplaste et a un air de parenté avec le collier des *Joenia* ; il est particulièrement bien fixé par l'acide osmique. Quant aux grains péripharyngiens, FAURÉ-FRÉMIET (1910) a montré qu'ils sont de nature mitochondriale. ULELHA les a cependant homologués à l'anneau de *Cyathomonas*.

De nouvelles études cytologiques nous permettront, seules, de nous faire une opinion solide sur ces formations encore trop mal définies.

J'ai cru pouvoir homologuer le stigma des Eugléniens à un appareil parabasal (1925 b, 1926 b). ALEXEIEFF (1912 c) l'avait déjà comparé au kinetonucleus, ce qui aujourd'hui revient au même. Voici les principaux arguments que je fais valoir :

1° Le point oculiforme comme l'appareil parabasal se tient au voisinage immédiat du système flagellaire. Depuis les remarquables travaux de WAGER (1900), confirmés par tous, on sait qu'à son niveau les racines flagellaires présentent un renflement. Les deux éléments ne contractent

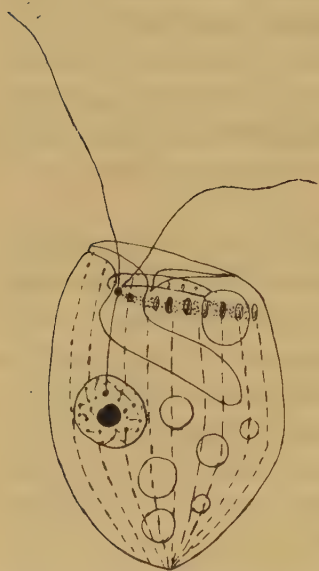


FIG. LXIX. *Cyathomonas truncata* avec son anneau péri-buccal. (d'après ULELHA).

point pour cela d'adhérence; le stigma s'applique contre le réservoir dans lequel passe le flagelle (fig. LXX, *a*, *b* et *c*).

2° Le stigma se reproduit par bipartition et ne paraît pas se former *de novo*, au moins dans les conditions normales.

3° Le stigma est détruit par l'acide acétique et les bases fortes; il s'imprègne très lentement par Os O⁴ et Az O³ Ag. Après imprégnation, il ne se dissout pas dans l'essence de térébenthine.

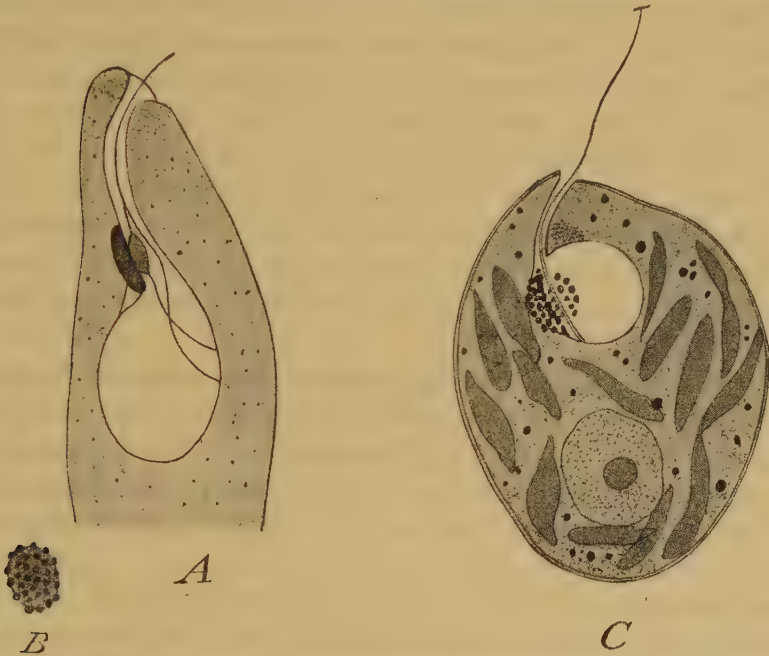


FIG. LXX. *a*, *Euglena viridis* montrant les rapports des flagelles et du stigma; *b*, le stigma vu de face (*a* et *b*, d'après WAGER); *c*, *Euglena proxima* (?) traitée par la méthode de KOLATCHEFF, vacuome et stigma imprégnés par Os O⁴.

4° Le stigma se compose d'un substratum protéique (chromophobe) au sein duquel sont réparties des sphérules graisseuses colorées par de la carotène.

5° Le pigment constitue une partie contingente et inconstante du stigma; il manque chez les *Astasia* ainsi qu'il ressort des travaux de P. DE BEAUCHAMP (1911) et d'ALEXEIEFF (1912 *e*).

Avant que toute critique nous soit adressée, nous connaissons les difficultés auxquelles se heurte notre interprétation¹. Nous savions, en

1. Notre note « Sur le stigma ou appareil parabasal des Euglènes » fut écrite en décembre 1925 et envoyée à cette date à M. le professeur MESNIL pour être présentée à la Société de Biologie. La lettre la contenant ne parvint

particulier, que stigma et chromoplastes possèdent des structures analogues. MANGENOT (1926), accordant une grande importance à cette ressemblance et au fait que la carotène réduit l'acide osmique, soutient, après bien d'autres botanistes, que le point oculiforme a la valeur d'un plaste élaborateur de pigment.

Le stigma des Euglènes étant permanent, il est très difficile d'en connaître positivement l'origine ; il ne provient sûrement pas de la transformation d'un chloroplaste, aucune des observations faites jusqu'à ce jour ne permet de le supposer. Les belles recherches de MEVES (1918) ont montré que le point oculiforme du spermatozoïde des Fucacées dérive, non d'un chromatophore préexistant comme l'ont soutenu GUIGNARD (1889), STRASSBURGER (1897) et KYLIN (1916-1920), mais d'un plastochondre (= mitochondrie d'après GUILLIERMOND et ses élèves). Cette origine mitochondriale du stigma, non permanent, des spermies ne nous surprend ni ne nous gêne ; je dirai même qu'elle cadre avec notre interprétation de l'appareil parabasal, comme on le verra dans un des paragraphes suivants.

MANGENOT prend pour argument que, dans certains cas, le stigma adhère à un chloroplaste. Ce dispositif, signalé tout d'abord par OVERTON (1889) chez le *Volvox* et par JOHNSON (1893) dans la zoospore de *Draparnaldia* n'impliquant pas que les deux organites proviennent d'un même élément, n'a, à notre point de vue, qu'une importance très relative.

Bien que la carotène réduise l'acide osmique, on ne peut cependant pas nier que les gouttelettes rouges (incolores dans le stigma des *Astasia*) soient de nature lipoïde. Ce caractère doit être mis en relief, il montre la similitude de structure entre le point oculiforme et le parabasal. Que du pigment s'y surajoute, peu importe pour établir une homologie¹.

On peut comparer à un appareil parabasal les éléments de Golgi démontrés par JOYET-LAVERGNE (1924) dans les schizozoïtes de l'*Aggregata Eberthi*, et déjà vus, par DUBOSCQ (1918), dans les mêmes stades de *Selysina perforans* ; les rapports avec le centrosome sont les mêmes. JOYET-LAVERGNE (1925) signale, à la partie antérieure du gamète mâle

jamais à destination et nous ne l'apprimes que beaucoup plus tard, lors de la publication, par MANGENOT d'une note de controverse.

1. ALEXEIEFF, très catégorique, écrit : « Je fais tout de suite abstraction du pigment rouge qui est un produit d'élaboration secondaire, important au point de vue fonctionnel sans aucune importance morphologique, sa présence n'est pas, du reste, constante, ainsi ce pigment fait défaut chez les *Astasines* ».

La ressemblance du point oculiforme avec le parabasal est telle qu'APSTEIN (1910), en dehors de toute considération théorique, appelle stigma le « kinetonucleus » de *Cryptobia Dalhi* !

de l'*Aggregata*, une fine baguette de Golgi qui rappelle un acrosome et pourrait bien être un homologue de notre parabasal. Étant donné l'importance du gamète dans la phylogénèse des Sporozoaires, il serait très intéressant de préciser les rapports exacts de cet élément.

KOFOID (1916) a émis l'idée d'un rapprochement à faire entre le système « neuromoteur »¹ des Infusoires, tel que le décrivent NERESHEIMER (1903), SHARP (1914), YOCOM (1918) et autres auteurs et le même système des Flagellés. Evidemment, le « motorium » de certains Ciliés rappelle le parabasal ; mais nos connaissances de ces structures ne sont pas suffisamment avancées pour permettre des homologies.

5. — La reproduction de l'appareil parabasal.

Toutes nos observations, portant sur les Flagellés les plus variés, concordent : l'appareil parabasal se reproduit par bipartition. Nous avons minutieusement décrit le processus chez *Proteromonas*, *Tetramastix* et *Trichomonas*.

Le phénomène s'accomplit partout à peu près de la même façon : la substance chromophile s'étire en prenant généralement l'aspect d'un haltère dont l'axe se rompt en son milieu. La substance chromophobe accompagne la chromophile et se rassemble de préférence aux extrémités. Chez *Trichomonas*, le processus est un peu différent ; le boudin chromophile se fissure longitudinalement d'avant en arrière (voir les figures de la planche XVI). L'appareil de *Cryptobia heliciis* se dédouble d'une façon similaire sous l'influence des blépharoplastes, j'ai revu des stades analogues à ceux que décrit K. BELAR (1916) ; néanmoins, je crois que la division s'effectue aussi par étirement pur et simple, tel qu'on l'observe pour *Cryptobia Dalhi* et autres espèces.

Le « kinetonucleus » des Trypanosomes, *Herpetomonas* et *Bodo* se scinde en deux moitiés par étirement ; les descriptions des protistologues contemporains sont unanimes à le reconnaître. Le petit haltère, formé par l'organite en division, a son axe dirigé perpendiculairement à celui du Flagellé. Divers auteurs, en particulier C.-H. MARTIN (1913), ont observé chez les *Bodo*, qu'au moment de la division le « kinetonucleus » se gonfle, tandis que s'individualisent des granules chromatiques. Cet aspect ne nous paraît pas normal et nous le croyons produit par la fixation.

1. KOFOID appelle système ou appareil neuro-moteur, l'ensemble des blépharoplastes, flagelles, rhizoplaste et parabasal.

Rappelons que l'on fit grand bruit, il y a quinze à vingt ans, autour des « mitoses du micronucleus » des Herpétomonadinés et des Bodoninés. JOLLOS et ROSENBUSCH virent (?) de véritables fuseaux avec plaque équatoriale et centrioles. On a fait justice de ces observations, il n'en reste rien ; elles se rapportaient presque toujours à des artefacts. B. COLLIN (1914) l'a démontré pour *Cryptobia carinariae*. Chez certains individus qui ne sont pas en division, on observe parfois, une curieuse vacuolisation du parabasal dont la périphérie seule se colore ainsi qu'un ou deux grains placés à l'intérieur et d'ordinaire pariétaux. Un tractus pâle peut les unir et simuler ainsi un fuseau caryocinétique avec deux corps polaires.

Il nous reste à examiner si, dans certains cas, l'appareil parabasal ne se forme pas *de novo*. Nous ne sommes guère convaincus de l'existence d'un tel mode de formation, ne l'ayant jamais observé dans notre matériel. L'emploi de techniques appropriées nous a toujours révélé sa présence à tous les stades et sa reproduction par bipartition. On ne peut tenir compte des opinions de KUCZYNSKI qui n'a pas prêté une attention suffisante à la fixation ; nous en dirons de même pour ALEXEIEFF. Mais dans les beaux mémoires de JANICKI (1910-1915), nous relevons des faits qui laissent supposer la possibilité d'une telle origine. Dans le cas du *Lophomonas blattarum*, l'appareil de l'individu mère dégénère progressivement, tandis qu'il s'en forme un nouveau dans chaque individu fils ; chez *Stephanonympha*, le parabasal reste inchangé à l'un des pôles de la figure mitotique tandis qu'à l'autre il en apparaît un de néoformation. Chez *Joenia*, d'après GRASSI et FOÀ (1904 et 1911), le comportement de l'organe serait variable ; parfois les « parabasalies » se transformeraient en sphérules et finalement seraient résorbées ; il y aurait alors néoformation du collier dans les deux individus fils. Mais le plus souvent, l'appareil passerait tout entier dans l'un des individus fils et il s'en formerait un, de toute pièce, dans l'autre. Nous n'avons trouvé, dans les divers mémoires consultés, aucune observation positive sur l'édification de ces organites.

6. — Signification et fonction de l'appareil parabasal.

A) EXAMEN CRITIQUE DES THÉORIES PROPOSÉES.

L'hypothèse qui assimilait le « kinetonucleus » des Trypanosomes à un petit noyau a fait son temps. Dans les pages qui précèdent, le lecteur a pu trouver les éléments d'une critique décisive.

LAVERAN et MESNIL (1901 *a* et *b*) ont accordé au « kinetonucleus » la valeur d'un centrosome. En 1912, ils ont précisé leur conception et reconnu dans le « kinetonucleus » des Trypanosomes et autres Herpétomonadinés deux parties ; l'une correspondant au blépharoplaste qui s'homologue à un centrosome, l'autre à un petit noyau qui peut être extrêmement réduit (par exemple chez les gros Trypanosomes de Batraciens). Cette distinction correspond partiellement à la réalité. L'interprétation du grain basal est exacte, mais nous savons que le corpuscule post- ou préblépharoplastique ne représente pas un noyau.

JANICKI (1911-1915) qui a bien compris la signification de l'appareil parabasal en tant que formation autonome s'est montré extrêmement prudent dans ses tentatives d'interprétation. Il a reconnu que certaines dispositions du parabasal, en particulier son enroulement spiral autour de l'axostyle de *Devescovina*, incitent à le rapprocher des mitochondries. La spire mitochondriale de certaines spermies réalise un terme de comparaison. Mais JANICKI déclare qu'il est prématuré de se prononcer dans un sens précis ; nos connaissances sur le chondriome des Protistes étant trop lacunaires. Il pense aussi que la ressemblance entre mitochondries et appareil parabasal est fortuite ; simple convergence. Au point de vue fonctionnel, le parabasal des *Lophomonas* (1910) et des *Joenia* remplit peut-être un rôle protecteur vis-à-vis du noyau, lui évitant les chocs contre les matières solides ingérées, ou mieux celui de glandule digestive. Si l'appareil parabasal des *Lophomonas* éveille par sa position l'idée d'un écran protecteur du noyau, il en est autrement chez les *Joenia* dont le nucleus repose dans le calice d'un robuste axostyle. Par contre, l'hypothèse d'une fonction sécrétoire mérite d'être retenue et examinée de près. En 1915, JANICKI se borne à déclarer que l'organite en question représente probablement un dépôt de substance utilisée par les flagelles ; en somme, il se range à l'opinion émise, en 1910, par ALEXEIEFF à propos du « kinetonucleus » de *Cryptobia Dalhi*.

KOFOID (1916), puis SWEZY, la même année, ont considéré l'appareil parabasal comme un dérivé blépharoplastique ou centrosomien. Le premier de ces auteurs prétend que le *Proteromonas lacertae* (du *Diemyctylus torosus*, par conséquent *P. longifila*) serait dépourvu de parabasal quand il possède un gros noyau et un volumineux blépharoplaste. SWEZY surenchérit ; au début, l'appareil parabasal consiste en un certain nombre de petits grains entourant le diplosome. Aucune distinction ne peut être faite entre la substance des granules et celle du blépharoplaste propre-

ment dit. Puis, le parabasal s'individualise progressivement et émigre en arrière du noyau. Ces observations ne répondent pas à la réalité et je puis facilement en rendre compte. Les fixateurs fortement acétiques détruisent l'appareil dont la taille ne dépend nullement de celle du noyau ; les granules décrits par SWEZY correspondent tout simplement à nos grains sous-blépharoplastiques qui n'ont aucun rapport avec le parabasal. Il n'y a aucun doute que KOFOID et SWEZY ont été induits en erreur, encore une fois, par leur interprétation inexacte de la côte des *Trichomonas* qui est une émanation du blépharoplaste mais non l'homologue du parabasal. D'après ces protistologues, cet organite n'est pas le centre cinétique de la cellule, mais une partie accessoire de l'appareil moteur, un véritable réservoir de substance énergétique.

ALEXEIEFF (1910-16-17-24) considère l'appareil parabasal comme un plaste mitochondrial ; au même titre, dit-il, que les pyrénoides, les amyloplastés, les « adipoplastés »... Il n'apporte aucune preuve de cette supposition, il ne fait pas appel aux fixateurs mitochondriaux et ne recherche pas les lipoides. Pour lui, les mitochondries proviennent de la chromatine sortie du noyau et modifiée. Cette manière de voir n'a plus beaucoup de partisans depuis qu'elle a été brillamment combattue par MEVES, FAURÉ-FRÉMIET, DUESBERG et bien d'autres cytologistes. GUILLERMOND (1918) a vivement critiqué cette extension abusive et foncièrement inexacte donnée au terme de mitochondrie.

En 1910 *b*, ALEXEIEFF écrivait : « ce corps (appareil parabasal de *Cryptobia Dalhi*) représente probablement du matériel emmagasiné pour le fonctionnement des flagelles qui pourvoit, en somme, à la dépense d'énergie liée à ce fonctionnement. » Allant plus loin, il prétend que ce corps engendre du glycogène, « substance énergétique par excellence ». Nous avons étudié le côté chimique de la question et montré que le parabasal ne contient ni n'engendre de glycogène (réserve faite pour le *Bodo edax* que nous n'avons pas pu nous procurer). Les produits rejetés dans le plasma par l'appareil des *Tetramastix* n'ont pas les propriétés d'une substance amyloïde.

C. BOECK (1919) a fait siennes les idées d'ALEXEIEFF, en les modifiant quelque peu et en les appliquant aux *Giardia*. Chez ces Diplozoaires, les corps parabasaux seraient entourés d'un plasma spécial (parabasal plasm) limité par une membrane. Ils sont particulièrement développés et riches en glycogène au début de l'enkystement et de la mitose ; à la fin de ces phénomènes, ils ont disparu ou considérablement diminué

de taille et on n'y trouve plus trace de glycogène. BOECK en conclut qu'ils constituent une réserve de substance alimentaire utilisée pendant les périodes de catabolisme. Les corps parabasaux seraient élaborés directement par le cytoplasme.

Les deux faits sur lesquels repose cette conception sont extrêmement fragiles : la disparition (inconstante d'ailleurs) de ces corps, peut s'expliquer par leur sensibilité plus grande vis-à-vis de l'acide acétique (BOECK emploie le liquide de Schaudinn) à certains stades évolutifs ; la présence de glycogène a été infirmée par LAVIER (1923), qui a mis en œuvre toutes les ressources microchimiques actuellement connues. Reprenant pour mon propre compte la recherche de cet hydrate de carbone, je suis arrivé à des résultats intéressants qui, peut-être, apportent la solution du problème. Le glycogène n'est point rare chez les *Giardia* ; comme chez les autres Flagellés intestinaux, il est répandu dans tout le plasma ainsi que nous l'apprend la solution iodo-iodurée. Mais sa présence semble liée au régime de l'hôte ; les travaux de DESCHIENS (1923-1924) parlent dans ce sens. L'amidon pourrait être absorbé par la *Giardia*, puis se transformerait en érythrodextrine et enfin en glycogène. J'ai fait des constatations du même ordre chez *Hexamastix gryllotalpae* qui ingère des grains d'amidon et en confectionne sûrement du glycogène. Certaines des expériences de CLEVELAND (1923-24) tendent à montrer que les Protozoaires des Termites forment eux-mêmes cette substance à partir de la cellulose. Nous concluons donc que le glycogène provient d'hydrates de carbone absorbés par le Flagellé à l'état solide ou à l'état liquide et digérés directement par le plasma sans le secours de l'appareil parabasal.

Pour terminer cet examen critique, signalons que FRANÇA (1918) accorde à cette structure un rôle dans le mouvement flagellaire, que CUTLER (1919) penche pour la nature mitochondriale du parabasal, à cause de l'action qu'ont sur lui les divers fixateurs.

B) RECHERCHES PERSONNELLES

Signification. — Par ses propriétés, l'appareil parabasal s'apparente étroitement au chondriome. Rappelons, entre autres, sa destruction totale ou partielle par l'acide acétique, sa fixation par les méthodes mitochondriales, sa coloration (dans quelques cas) par le vert Janus B. Il en diffère néanmoins par sa structure (substances chromophile et chromo-

phobe) et par son imprégnation exclusive à l'aide des méthodes de PRENANT-KOPSCH et de CAJAL. Pour ces diverses raisons, nous n'avons pas hésité (DUBOSCQ et GRASSÉ 1924-25) à l'homologuer à l'appareil de Golgi, tel qu'on l'observe dans les spermies.

Les travaux de PERRONCITO (1910), de HIRSCHLER (1913-18), de BOWEN

(1920-25), de BRONTÉ-GATENBY (1917,

1923) ont largement contribué à faire connaître l'appareil de Golgi des éléments reproducteurs des Métazoaires.

Ces auteurs sont d'accord pour le dire

constitué d'éléments dissociés, appelés dictyosomes (PERRONCITO) ou corps de Golgi qui se présentent sous forme de vésicules sphériques ou aplaties composées de deux parties : l'une, en bâtonnet ou en calotte chromatique, accolée à l'autre, en gouttelette incolore (substances chromophile et chromophobe de BOWEN 1920) (fig. LXXI). Ils se divisent suivant un processus très simple : bipartition par étirement, qualifié de dictyokinèse par PERRONCITO. Au cours de la spermiogenèse, les corps de Golgi se fusionnent pour former l'idiozome, au centre duquel se trouve souvent le centrosome (fig. LXXII). De cet idiozome dérive, on le sait, l'acrosome. Pour certains auteurs, la partie chromophile représenterait, seule, l'appareil de Golgi, tandis que la chromophobe appartiendrait, en propre à l'idiozome ; telle n'est pas la conception de BOWEN ni de BRONTÉ-GATENBY.

Si l'on compare les caractères morphologiques et physico-chimiques de l'appareil parabasal à ceux des dictyosomes, on ne peut pas ne pas être frappé par leurs ressemblances.

1° Même constitution par deux substances, l'une chromatique, l'autre chromophobe.

2° Même composition lipéide de la substance chromophile (CIACCIO modifié, SMITH-DIETRICH positifs).

3° Conservation des organites par les seuls fixateurs mitochondriaux.

4° Après fixation par notre méthode aux vapeurs osmiques, nous



FIG. LXXI. Dictyosomes au repos et en division, d'après BRONTÉ-GATENBY.



FIG. LXXII. Spermatocyte de *Saccocirrus* avec un amas de dictyosomes, d'après BRONTÉ-GATENBY.

avons réussi à colorer par l'hématoxyline ferrique l'appareil parabasal et l'idiozome (Cobaye).

5° Les deux organites se reproduisent suivant le même mode et leur division précède celle du noyau.

6° Dans la jeune spermatide, les dictyosomes assemblés contiennent le centrosome ou se trouvent à son contact ; l'appareil parabasal renferme le centrosome (blépharoplaste de certains Trypanosomes) où se tient à son voisinage immédiat. Autrement dit, les deux éléments sont également polarisés par le centre cinétique de la cellule. En outre, tous deux se placent généralement près du noyau.

Il me paraît difficile de trouver un élément cellulaire ressemblant davantage, par l'ensemble de ses propriétés, à un dictyosome qu'un corps parabasal d'*Holomastigotes* ou de *Spirotrichonympha*.

Et que dire de la masse postnucléaire de *Tetramastix bufonis* avec les fragments en demi-lune de substance chromophile flanquant une grosse vésicule chromophobe, sinon qu'elle a la même structure qu'un idiozome ! Tant qu'au réseau des pseudo-kystes de *Proteromonas*, il fait immédiatement songer aux aspects réticulés, si communs, de l'appareil de Golgi des cellules somatiques (fig. 66, 67, 76, 83 et 95, pl. X et XI).

Contre notre hypothèse, on ne pourra raisonnablement opposer l'évolution spéciale de l'idiozome que ne présente point le parabasal, organite permanent. A cette objection, nous répondrons que cette évolution représente une modification en relation avec la fonction du spermatozoïde.

Nous relevons une différence à laquelle certains cytologistes ne manqueront pas d'ajouter beaucoup d'importance. PERRONCITO, B. GATENBY et ses élèves (1925), POISSON (1926), PARAT, PAINLEVÉ et GAMBIER (1926) ont montré que les dictyosomes des cellules sexuelles se colorent vitalement, en partie par le rouge neutre, en partie par le vert Janus. Si l'on s'en réfère plus particulièrement aux travaux de PARAT et de ses collaborateurs, on apprend que la substance chromophile prend le vert, la chromophobe le rouge ; ce que nous avons vérifié sur les Pulmonés et le Rat¹. Par contre, la coloration vitale de l'appareil parabasal, sauf dans

1. GALIANO (1916) a remarqué que chez les Infusoires et les *Chilomonas* la plupart des parties (vacuoles ou autres) qui se colorent, vitalement, par le rouge neutre s'imprègnent aussi par le nitrate d'argent. On ne saurait être trop prudent dans l'interprétation des colorations vitales. Le rouge neutre colore la plupart des vacuoles des Protozoaires ; on s'en est même servi pour apprécier la marche de la digestion chez les Amibes, les Ciliés, etc. Tant qu'au vert Janus, il colore également les vacuoles alimentaires des Infusoires. WOERDEMAN (1924) a bien suivi ce phénomène ; le colorant se porte tout d'abord sur des grains extravacuolaires (grains de sécrétion !) qui traversent la paroi de la vacuole et se rendent au contact des ingestats. KITE et CHAMBERS, PAPEN, HEIMER ont réussi à colorer le noyau à l'aide de ce réactif.

quelques cas heureux (Herpétomonadinés, *Tetramastix*) s'obtient difficilement et seulement par le vert Janus B. Jusqu'ici, nos tentatives pour colorer la substance chromophobe ont échoué.

PARAT (1926) tire de la coloration vitale des dictyosomes une intéressante conclusion. Ces éléments ne seraient pas simples, mais constitués par un chondriosome (chromophile) accolé à une vacuole (chromophobe). Si cette union répondait à la réalité, l'homologie entre l'appareil parabasal et l'appareil de Golgi des cellules sexuelles deviendrait précaire. Mais immédiatement nous demandons, êtes-vous sûrs que la vacuole ne résulte pas de l'activité de la calotte ou du bâtonnet ? Auquel cas la distinction entre vacuome et chondriome ne tiendrait plus (pour les dictyosomes des cellules sexuelles cela s'entend) ? Cette question nous est suggérée par les phénomènes décrits, chez le *Trichomonas batrachorum*, au cours desquels le bâtonnet chromophile engendre des vésicules de substance chromophobe. Tout l'intérêt de ces faits apparaît ici clairement. Il est regrettable que les difficultés techniques, fixation et coloration, apportent un si gros obstacle à leur observation chez les Flagellés.

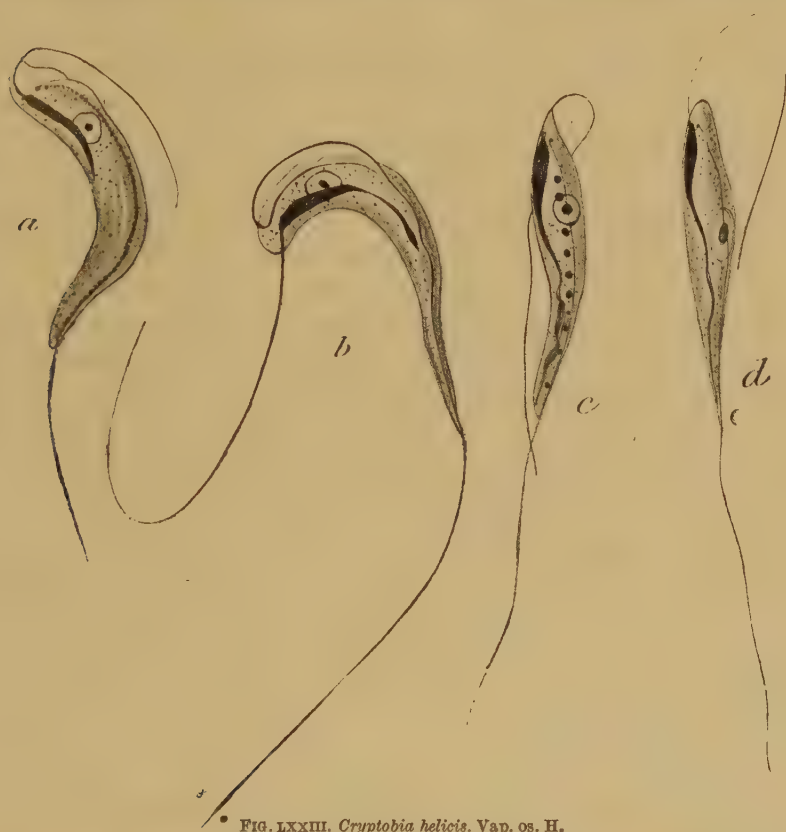
Quoi qu'il en soit, dans l'état actuel de nos connaissances, cette comparaison entre dictyosomes des cellules génitales et parabasal, nous semble être la plus raisonnable des interprétations. Et en somme, elle n'est pas très éloignée de celle de CUTLER et d'ALEXEIEFF qui voient dans l'appareil parabasal un élément du chondriome. Mais nous avons suivi pour y parvenir un chemin bien différent et nous nous sommes entourés de garanties auxquelles ALEXEIEFF, en particulier, ne fit jamais appel. Néanmoins, il importe de souligner que l'appareil parabasal s'écarte passablement des chondriosomes par plusieurs propriétés. Ces deux éléments cellulaires ne doivent pas être confondus¹.

Fonction. — Tout d'abord, nous avons accepté l'hypothèse, la plus généralement admise, de l'appareil parabasal réservoir de substance énergétique ; mais de nouvelles observations ou considérations ont modifié notre manière de voir.

Il est hors de doute que l'appareil parabasal de *Tetramastix bufonis* et de *Trichomonas batrachorum* rejette certains produits dans le plasma (voir planches XIII et XVI). Nous avons amplement décrit les phénomènes ; nous nous contenterons de rappeler que la substance chromophobe

1. Appareil parabasal et chondriosomes se composent de substances lipo-protéides. Sous cette formule, imprécise et commode, on réunit, à coup sûr, des catégories de corps très divers que nos techniques microchimiques ne permettent pas de séparer avec rigueur.

est la seule à se détacher de l'organite et qu'elle est probablement produite par la substance chromophile. Tout se passe comme s'il s'agissait d'une véritable sécrétion ; nous serions affirmatifs si nous avions pu suivre la destinée des vésicules chromophobes tombées dans le plasma. Quelle autre interprétation pourrait-on donner de ces phénomènes ? Les produits rejetés correspondraient-ils à des déchets résultant d'une activité encore inconnue de l'organite ? Le processus n'aurait-il que



• FIG. LXXIII. *Cryptobia helicis*. Vap. os. H.

la valeur d'une épuration ? C'est bien possible, mais l'abondance de la substance rejetée rend cette explication peu vraisemblable ; de tels déchets se distinguent difficilement de sécrétats normaux.

Trouve-t-on chez d'autres Flagellés des faits analogues ? Les *Cryptobia* montrent certaines variations intéressantes de leur parabasal. Nous les avons surtout étudiées sur *C. helicis*. Habituellement, l'organite ne dépasse guère, en arrière, le tiers antérieur et a la forme d'un bâtonnet (fig. LXXIII a),

mais on voit des individus chez lesquels il s'allonge beaucoup plus (fig. LXXIII *b, c, d*) et atteint même l'extrémité postérieure. Il porte alors des nodosités, des varices et sa substance n'est plus également chromatique en tous ses points ; on aperçoit même, se détachant sur un fond gris, des blocs irréguliers beaucoup plus fortement colorés. Mais je n'ai pas vu l'évolution ultérieure de ces appareils hypertrophiés et vraisemblablement en plein travail physiologique.

ROSKINE (1923) a noté chez *Cryptobia Dahli* du Cycloptère que le « kinetonucleus » peut s'étirer vers l'arrière en forme de fil. Ce prolongement se colore autrement que la portion antérieure. ROSKINE interprète cette formation, comme la marque d'une activité sécrétoire interne. Nous avons trouvé dans la *Cryptobie* des Bogues de pareils aspects ; leur interprétation reste toujours très délicate. On doit aussi rappeler que MOORE et BREINLE (1907) ont décrit chez certains stades de *Trypanosoma gambiense* l'apparition, à partir du « kinetonucleus », d'un boudin axial très chromatique qui se désagrégerait et se dissoudrait dans le plasma. Ces faits n'ont pas reçu confirmation, à ma connaissance tout au moins.

Bref, si la preuve du rejet dans le plasma de certains produits par l'appareil parabasal paraît bien donnée, il y a cependant lieu de faire encore quelques réserves sur la valeur de son rôle sécrétoire qui serait bien en accord avec les fonctions attribuées par divers auteurs, en particulier NASSONOV (1923-1924)¹, à l'appareil de Golgi.

Des faits d'un autre ordre montrent que le développement de l'appareil parabasal ne dépend pas de l'activité flagellaire. Ainsi chez *Proteromonas lacertae*, les pseudo-kystes possèdent un système réticulé plus développé que le boudin des trophozoïtes. La conservation du parabasal dans les kystes indique aussi que l'existence de cet organite n'est nullement liée à celle des flagelles.

On sait par les recherches de WERBITZKI, de LAVERAN et de ROUDSKY que les Trypanosomes acentrosomiques (ou mieux, dépourvus d'appareil parabasal) se meuvent et se reproduisent comme s'ils étaient normaux. Ce fait, dont SWEZY (1916) a bien saisi l'importance, rend assez problématique le rôle de réservoir énergétique prêté si complaisamment au « kinetonucleus ».

Notre conclusion sera fort simple. L'appareil parabasal joue vraisemblablement une fonction trophique importante dans la vie du Fla-

1. Ajoutons que cet auteur (1924-25) fait de la vacuole pulsatile des Infusoires ciliés et du *Chilomonas paramecium* l'homologue de l'appareil de Golgi des Métazoaires.

gellé (pouvoir sécrétoire ?). Les rapports avec le blépharoplaste n'impliquent pas forcément son intervention dans l'activité motrice ; ils peuvent, simplement, témoigner de l'attraction, de la polarisation qu'exerce ce granule sur toutes les parties constitutives du Protozoaire.

CHAPITRE XIV

COMPARAISON DES STRUCTURES DU SPERMATOZOÏDE ET DES PROTOMASTIGINES

1. — Historique et question préalable.

Depuis longtemps, les naturalistes ont été frappés par la ressemblance qu'offrent les spermatozoïdes avec les Flagellés. Les noms que leur donnent les anciens auteurs en témoignent assez : Vers ou Animalcules spermatiques, Spermatozoaires, Zoospermes, etc. Les premières tentatives d'homologuer la structure des uns à celles des autres remontent à GRASSI (1881), qui comparait le prolongement caudal des Trichomonades au fouet des spermatozoïdes. DANGEARD (1901) dans une étude sur la structure de la cellule arrivait à conclure que « l'appareil locomoteur des spermatozoïdes est identique à celui des gamètes du *Polytoma uvella* ». LAVERAN et MESNIL (1901, puis 1912) comparent le blépharoplaste des Trypanosomes à un centrosome. DOBELL (1909) précise et accentue le parallèle : « Le blépharoplaste des anthérozoïdes, celui des Trypanosomes et des Trichomonades et le bouton terminal du filament axile des spermatozoïdes sont tous des structures homologues dont la fonction est de pourvoir à l'activité locomotrice de la cellule. Ils s'homologuent au centrosome de la cellule au repos et peuvent même en dériver (cas des spermatozoïdes). » KOLTZOFF (1909) et WILSON (1925) notent la ressemblance que présentent les spermies des Turbellariés et du *Bombinator* avec les Trypanosomes. PRENANT (1912-13), dans son étude d'ensemble sur « Les appareils ciliés et leurs dérivés », a bien fait ressortir le parallélisme de certaines structures. Enfin, récemment, ALEXEIEFF (1924 b) a étendu la comparaison à tous les organites. Pour être complet, il faudrait citer

les auteurs que leurs recherches sur les éléments ciliés ou flagellés ont amené à faire allusion aux flagelles des Mastigophores.

Avant d'homologuer les organites d'un Flagellé à ceux d'un spermatozoïde on se doit de poser la question préalable : que signifient, que valent les ressemblances structurales relevées entre un animalcule complet et une cellule reproductrice de Métazoaire ?

DANGEARD (1901) s'est clairement prononcé ; « la similitude d'organisation semble être la conséquence naturelle et prévue de la parenté des Métazoaires et des Flagellés ». LÉGER et DUBOSCQ (1910) dans leur mémoire classique sur la phylogénie des Sporozoaires ont adopté et développé cette manière de voir : « Par son existence éphémère, il (le gamète mâle) a échappé aux adaptations acquises dans le cours du temps par les autres éléments cellulaires et ainsi, plus qu'eux, il montre des caractères primaires. » DUBOSCQ (1918) écrit même : « Tout gamète est comparable à un Protozoaire et dans sa physiologie comme dans sa morphologie reproduit un état ancestral. »

PRENANT, JANICKI (1915) et ALEXEIEFF considèrent Flagellés et spermies comme de simples formes convergentes. Le dernier de ces auteurs s'est même vivement élevé contre toute considération d'ordre phylogénétique. Voici le passage le plus significatif de son mémoire : « La ressemblance qu'on note entre la structure de ces Flagellés (les Trichomonades) et celle des spermatozoïdes tient à ce que les éléments cellulaires placés dans les conditions à peu près identiques ont recours aux mêmes procédés pour différencier les organites indispensables à la vie dans ces conditions spéciales. »

La première de ces théories, comme toutes les spéculations traitant de la phylogénie, comporte une très large part d'hypothèse, mais a, en sa faveur, un important faisceau de présomptions que nous indiquerons au cours du présent exposé.

Pour la deuxième, je ferai remarquer que les formes convergentes n'atteignent jamais à la similitude étroite des Flagellés et des Spermatozoïdes. Le plus souvent, les analogies offertes par les dites formes portent sur des organes ou des parties d'organes non homologues. C'est, par exemple, le cas des pattes ravisseuses de la Mante religieuse et de la Squille. RABAUD (1925) a montré que les formes convergentes sont réalisées par des processus différents (os unique de la jambe des Solipèdes et des Ectroméliens, membre antérieur de l'Oiseau et du Chéiroptère, appendices préhensiles des Anthropodes, etc.). Dans le cas du Mastigophore et de la

spermie, les processus morphogènes sont les mêmes ; je crois l'avoir démontré pour l'appareil flagellaire dans le cas des *Proteromonas*. Ces faits qui ont le mérite d'être positifs ne s'accordent nullement avec la notion de convergence.

Enfin, à mon sens, l'explication « lamarcienne » apportée par ALEXIEFF ne soutient pas la critique ; ce n'est pas parce que les Flagellés intestinaux vivent dans un milieu de viscosité analogue à celui du sperme qu'ils ressemblent aux gamètes mâles¹. Nous avons déjà dit que, membrane ondulante et axostyle ne sont point l'apanage des formes parasites. Comment expliquer aussi que les mêmes causes n'aient pas produit les mêmes effets ? Comprend-on pourquoi dans le même milieu intestinal vivent côte à côte, dans des conditions aussi semblables que possible, des Flagellés avec ou sans membrane ondulante, avec ou sans axostyle ? J'accepte sans réserve, la conclusion de RABAUD (connu cependant pour croire à l'influence du milieu) relative à l'origine des formes convergentes : « Mais en nulle occurrence, proches ou lointaines, ces analogies ne procèdent ni d'une manière de vivre ni d'influences extérieures communes². »

Les ressemblances relevées entre Flagellés et éléments reproducteurs mâles ne sont point le fait du hasard, je me refuse à les prendre pour de simples jeux de la nature, comme l'on disait au XVIII^e siècle. Elles procèdent de causes profondes et lointaines, parmi lesquelles la communauté d'origine peut tenir le principal rôle. L'intérêt de la comparaison devient alors patent.

2. — L'appareil centrosomien et les flagelles.

Il nous paraît préférable de ne pas limiter le parallèle à une espèce déterminée de Protomastigines. Une telle manière de faire a l'avantage de rendre plus générale la portée des conclusions.

Les flagelles ont la même genèse dans les deux cellules. Ils tirent leur origine des centrosomes dont ils représentent une sorte d'émanation, de prolongement direct. Leur formation n'a été suivie objectivement que dans un nombre fort limité de cas et la plupart des observations valables ont été faites sur des Protistes végétaux. PLENGE (1899) indiqua la

1. La viscosité du sperme, d'ailleurs, diffère considérablement de celle du contenu intestinal qui varie beaucoup pour un même animal suivant la quantité et la nature des aliments.

2. Le cas des appendices préhensiles est particulièrement démonstratif.

poussée des fouets à partir du centriole dans les spores de *Myxogastres* ; mais ce fut JAHN (1904) qui sur *Stemonitis flaccida* apporta les plus grandes précisions : le germe sortant de la spore est immobile et se divise presque aussitôt après sa libération. Les cônes du fuseau achromatique persistent et coiffent les noyaux fils ; on les appelle les cloches. Le centriole qui occupe le sommet de chacune d'elles engendre alors un flagelle. TERBY (1923) rapporte des faits analogues pour *Plasmodiophora brassicae*, mais, bien que les grains observés marquent les pôles des figures cinétiques, elle n'admet pas leur nature centrosomienne !

CHATTON (1921 et 1925) a suivi, lors de l'individualisation des spores de *Syndinium*, Périodinien parasite, la formation des deux fouets. Elle est tout à fait comparable à celle du *Stemonitis*, le centriole est encore juché au sommet des demi-fuseaux, puis il s'étale en calotte et peut perdre ses connexions avec le noyau. CHATTON et LWOFF (1924) ont montré que dans leur curieux Protéomyxé, *Cinetidomyxa nucleoflagellata*, les flagelles naissent, *de novo*, à partir des centrosomes.

Pour les Zooflagellés, il n'y a, à ma connaissance, aucune donnée précise, mais dans le présent mémoire nous avons suivi en détail la genèse, à partir du centrosome, des systèmes basilaire et flagellaire de *Proteromonas lacertae*. Entre le centriole des *Proteromonas* et celui d'une spermatide, il y a plus que parallélisme mais identité.

La formation des fouets dans les gamètes mâles est aujourd'hui bien connue. Les travaux de LÉGER sur la reproduction sexuée des *Stylorhynchus* nous apprennent qu'ils dérivent directement d'un centrosome contenu dans un plasma différencié qui donnera l'acrosome¹. Puis, ce centriole se morcelle en deux ou trois granules qui engendrent : le supérieur, le flagelle antérieur intracytoplasmique et l'inférieur, le flagelle postérieur qui devient la queue du germe. Les recherches d'ISHIKAWA (1899) ont montré que le flagelle des gamètes (?) des Noctiluques provient directement des centrioles. Nous passerons rapidement sur la spermiogenèse végétale, rappelant que depuis les travaux de WEBBER (1897), créateur du terme blépharoplaste, on sait que les grains basaux proviennent de la fragmentation du centrosome et ce quel que soit leur nombre. La spermiogenèse animale nous révèle toujours la division du centriole en au moins deux granules, l'un restant contre le noyau (grain proximal), l'autre s'en éloignant (grain distal). Ils peuvent rester unis

1. Ce plasma correspond, selon toute vraisemblance, à l'idiozome des spermies et à notre appareil parabasal.

par un tractus chromatique, qui a la valeur d'une centrodosome et correspond au rhizoplaste des *Proteromonas*¹. Les travaux d'ensemble les plus récents (BOWEN 1924 et WILSON 1925) sont d'accord pour indiquer que le flagelle prend insertion, dans presque tous les cas (exception probable pour certains Urodèles) sur le centriole distal qui a morphologiquement et physiologiquement la signification d'un blépharoplaste. Nous avons omis de signaler que, parfois chez *Proteromonas lacertae*, on obtient une coloration différente pour le blépharoplaste et le centrosome. Si après fixation osmique et coloration à l'hématoxyline ferrique on différencie fortement et on colore longuement par l'éosine, on arrive à obtenir un blépharoplaste rose et un centrosome noir. HERMANN (1891) et CHAMPY (1913) sur la Salamandre et BRANCA (1907) sur l'Axolotl ont coloré le grain proximal en rouge par la safranine, le distal en violet par le violet de gentiane. Ces réactions semblent bien indiquer, dans les deux cas, un dualisme substantiel entre les diverses parties du système basilaire.

L'émiettement des grains de ce système varie avec les espèces et n'a pas de valeur générale. On peut en dire autant pour les Flagellés et je ne crois pas inutile d'insister sur ce point. Chez certains, le centrosome remplit simultanément les fonctions de centre mitotique et de grain basal, c'est le cas des *Monas*, des Chrysomonadines, des Choanoflagellés², etc. Il paraît en être de même chez les *Trichomonas* où le gros grain basal se dédoublerait au moment de la mitose ; mais dans certaines espèces (*Pentatrichomonas Ardin-Delteili*, *T. termopsidis*³), il existe en dehors du blépharoplaste un granule placé à l'extrémité du rhizoplaste, au contact même du noyau : le véritable centrosome. Ce cas nous conduit naturellement aux appareils dissociés tels que nous les connaissons chez *Proteromonas*, *Tetramastix* et *Chilomastix*. Le centrosome se fragmente pour donner des blépharoplastes et un centrosome proprement dit. Tandis que les grains basaux disparaissent avec les flagelles, le centriole persiste et paraît être permanent (*Proteromonas*, *Chilomastix*). A ce cas, se rattache très probablement celui de diverses Volvocales. DANGEARD (1901) a décrit chez *Polytoma uvella* le même dispositif. Le grain qu'il dénomme condyle et qui se tient à l'extérieur ou à l'intérieur du noyau correspond au centrosome ; il est uni au blépharoplaste par un

1. HARTMANN et CHAGAS (1910) font une comparaison analogue entre les granules des spermies et l'insertion flagellaire du deuxième type de leur classification.

2. C'est aussi le cas des choanocytes de *Clathrina coriacea* (MINCHIN et ROBERTSON, 1910).

3. Le *Trichomitus termitidis* (KOFOID et SWEZY) entre dans cette catégorie ; mais l'existence du genre *Trichomitus* me semble très douteuse, après les recherches de CLEVELAND et d'ANDREWS sur le *Trichomonas termopsidis*.

rhizoplaste (terme dû à DANGEARD). BOSC (1905) (cf. PRENANT 1913) a eu une idée analogue à la nôtre ; pour lui le rhizoplaste et le grain basal s'homologuent aux corpuscules centraux proximal et distal, mais il ne parle pas du condyle.

On connaît, chez de nombreux Flagellés, des rhizoplastes se terminant par un granule dont ni le rôle, ni la signification n'ont été établis (*Chilomonas*, *Cyathomonas*, etc.). Il serait intéressant de connaître leur fonction possible au cours de la division et même d'une façon générale au cours du cycle du Protiste. Dans certains Flagellés, on a décrit un centrosome intranucléaire. Cela ne doit point l'empêcher d'être le générateur de l'appareil flagellaire, et je ne vois pas en quoi une telle disposition pourrait s'opposer à la conception qui vient d'être développée. Le

Trypanosoma Chattoni possède un grain basal intranucléaire qui donne naissance à un court flagelle ; les études de GOLDSCHMIDT (1907) sur *Mastigina setosa* ont montré la grande variabilité de la position occupée par cet organite.

La nage des spermatozoïdes n'est pas en sens inverse de celle des Flagellés, si l'on suppose que les spermies des Métazoaires ont passé par un stade biflagellé et que le flagelle antérieur a disparu ou regressé. Il existe divers Bodoninés, chez lesquels le fouet antérieur diminue considérablement ou même reste complètement intracytoplasmique. L'*Helkesimastix faecicola* (fig. LXXIV) décrit tout d'abord (WOODCOCK et LAPAGE 1914-17) comme n'ayant



FIG. LXXIV. *Helkesimastix faecicola* d'après WOODCOCK.

qu'un flagelle traînant, possède en réalité un très petit fouet antérieur ($1\ \mu$ à $1\ \mu\ 5$) qui reste raide et ne joue aucun rôle dans la locomotion. Le *Rhynchomonas nasuta*, autre Bodoniné, n'a plus que le flagelle postérieur de libre. Ces deux Mastigophores se meuvent comme des spermatozoïdes et sont comme eux des pulselles, au sens de LANKESTER. CHATTON (1910), frappé par le fait que les Choanoflagellés nagent dans le même sens que les spermies, a écrit que ces Protistes représentent la souche possible des Métazoaires. L'existence de Bodoninés devenus « pulselles » rend bien précaire cette hypothèse. Les vues de CHAMPY (1913) considérant l'acrosome comme « une sorte de flagelle immobile et modifié » permettraient de voir dans les spermies des Métazoaires des Bodoninés¹

1. On pourrait aussi faire valoir qu'il existe des spermatozoïdes normalement biflagellés (Turbellariés, certains Insectes) mais il s'agit, plus vraisemblablement, d'une acquisition secondaire que de la persistance d'un caractère ancestral.

assez peu aberrants et les rapprocheraient du gamète des Grégarines, tel que nous le connaissons chez *Stylocephalus longicollis*. Mais les faits décrits par CHAMPY, chez les Batraciens, ne paraissent pas retenus par les auteurs de l'école anglo-saxonne, qui ont étudié la genèse de l'acroosome dans un très grand nombre d'espèces.

Pour terminer la comparaison des appareils flagellaires, nous nous élèverons contre la manière de voir d'ALEXEIEFF qui assimile le filament axile du spermatozoïde, à l'axostyle des Trichomonades. Bien que cet organite dérive du blépharoplaste, il ne doit pas être assimilé à un vrai flagelle dont il ne possède d'ailleurs pas les propriétés. Je pense, en accord avec la plupart des Protistologues et tous les cytologistes, que la queue d'un spermatozoïde est bien un flagelle.

3. — Les autres organites.

L'homologation des bagues périaxostylaires des *Trichomonas* au centriole annulaire de diverses spermies n'est pas plus raisonnable. Nous avons montré que ces bagues chromatiques, très variables en nombre et en forme dans une même espèce, ne dérivent pas du centrosome et cela suffit pour rendre tout rapprochement impossible. Nous avons également dit que le paracentrosome des *Proteromonas* ressemble beaucoup au centriole annulaire, mais nous n'irons pas jusqu'à les homologuer. En effet, et cela est déconcertant chez le Flagellé, la bague nous a toujours paru indépendante du centrosome, son rôle et sa signification restent entièrement énigmatiques.

Dans les spermatozoïdes de la plupart des Batraciens (fig. LXXV), le flagelle est doublé d'un axe non contractile, auquel il adhère par une fine pellicule cytoplasmique.

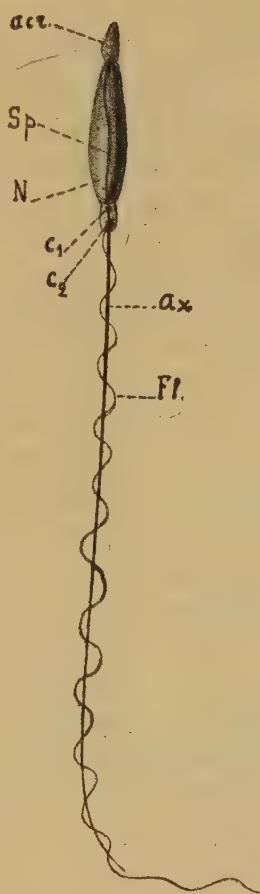


FIG. LXXV. Schéma d'un spermatozoïde de Batracien. *Acr.*, acrosome ; *Sp.*, spirostyle ; *N*, noyau, *C*₁, centriole proximal ; *C*₂, centriole distal ; *Ax*, axostyle ; *Fl.*, flagelle.

Cet axe de soutien part d'un grain centriolaire, mais sa genèse demeure assez obscure. D'après CHAMPY, il proviendrait du dédoublement du flagelle qui se fendrait jusqu'au corpuscule proximal (fissuration de la centrodesmose). Mais chez le *Bombinator*, le processus me paraît différent et les figures de CHAMPY corroborent cette impression; la fibre de soutien semble provenir d'une prolifération du centriole distal tout comme le flagelle. Cet axe supplémentaire rappelle la côte des Trichomonades. Tant qu'au spirostyle intranucléaire de CHAMPY (= filament axial de BROMAN), son homologation offre des difficultés; CHAMPY le compare à une centrodesmose allant du groupe des « centrioles acrosomiques » à celui des centrioles flagellaires. Mais il faudrait, avant tout, connaître la valeur des granules antérieurs.

Nous avons, dans le chapitre précédent, longuement insisté sur les propriétés communes de l'appareil de Golgi de la spermatide et de l'appareil parabasal; il ne nous sera donc pas difficile, étant donnée son origine, de voir dans l'acrosome un homologue partiel de l'appareil parabasal. De ce fait, nous nous trouvons encore une fois en désaccord avec ALEXEIEFF qui assimile cet organite à la spirale mitochondriale des spermies. La disposition hélicoïdale de l'appareil parabasal est loin d'être répandue: très nette chez les *Devescovina*, et encore pas à tous les stades (DUBOSCQ et GRASSÉ), et chez *Trichomonas termopsidis*, indiquée chez *Proteromonas* et chez *Tetramastix*, elle manque dans les autres espèces. La spire des gamètes mâles est un dérivé mitochondrial et ne présente pas la structure caractéristique de l'appareil parabasal. Enfin remarquons que dans la spermatide jeune, la spire mitochondriale n'existe pas encore, tandis que l'appareil de Golgi s'y présente avec tous les caractères du parabasal.

En résumé, le parallélisme des structures va très loin et l'étude minutieuse nous confirme dans notre opinion que les rapports entre les Flagellés du groupe des Protomastigines et les éléments reproducteurs mâles des Métazoaires ont une signification profonde, inconciliable avec une simple convergence, produit du hasard.

CHAPTRE XV

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF
DES FLAGELLÉS PARASITES

Des cycles évolutifs de Flagellés parasites comportant une phase sexuée ont été décrits par maints auteurs. Mais ces édifices fragiles n'ont pas résisté au contrôle des faits ; des évolutions tracées par SCHAUDINN, PROWAZEK, HARTMANN et autres, il ne reste rien. La sexualité semble manquer dans les formes parasites de la grande série Herpétomonadinés, Bodoninés, Polymastigines, Hypermastigines et Diplozoaires.

Seules, les observations relatives aux Cryptobies conservent une réelle valeur ; elles sont dues à LÉGER (1905) pour *C. Dahli*, à KEYSELITZ (1906) pour *C. Borreli* et à K. BELAR (1916) pour *C. heliciis*. Le mémoire de ce dernier auteur étant le plus complet, nous le prendrons pour base de discussion. Certaines Cryptobies subissent une réduction chromatique ; le noyau émet successivement par promitose ou amitose hétéropolaire deux globules qui dégénèrent par pycnose dans le plasma. Ces individus, devenus gamètes, s'accouplent par leurs extrémités ; les flagelles d'un des conjoints disparaissent, les blépharoplastes assez différents se rapprochent, puis se fusionnent ainsi que les pronuclei. La copula est alors formée ; elle se divise en donnant de petites *Cryptobia* métagames. Certaines des images de K. BELAR, en particulier celles qui sont relatives à l'émission des globules polaires, n'ont pas une grande valeur démonstrative et la lecture du mémoire n'entraîne pas la conviction. Avant d'admettre intégralement ce cycle, il faudra de nouvelles recherches pour préciser les parties laissées dans l'obscurité.

Il est intéressant de remarquer que les Cryptobies appartiennent aux Bodoninés, pour les formes libres desquels on a décrit, à plusieurs reprises, des phénomènes de sexualité (DRYSDALE et DALLINGER 1874, SAVILLE KENT 1882, WOODCOCK 1916, C. CHAGAS 1924). Ces phénomènes comportent l'enkystement de la copula ; puis le syncaryon se divise plusieurs fois et du kyste sortent de nombreux petits Bodoninés.

Les deux cycles ne diffèrent, en somme, que par la présence ou l'absence du kyste ; les divisions métagames correspondant à celles de la copula enkystée.

En dehors de ces quelques données, qui, pour devenir classiques, ont besoin d'être sérieusement révisées, il n'y a rien de positif. Rien pour les Herpétomonadinés, rien pour les Polymastigines libres¹ ou parasites, rien pour les Hypermastigines, rien pour les Diplozoaires². Nous sommes en droit de nous demander si « la sexualité n'a pas disparu de cette grande série de Flagellés. Lorsqu'il s'agit d'observations négatives, il importe d'être d'une extrême prudence et nous ne voyons, pour notre part, aucun obstacle à la réalisation d'une reproduction sexuée chez ces Protozoaires.

Pour les formes intestinales, on pourrait reprendre l'argument développé par CHATTON et PÉRARD (1921), à savoir que le contenu intestinal extrêmement riche en substances alimentaires constitue un milieu comparable à ceux dans lesquels nous entretenons les cultures agames d'Infusoires. Cette explication très séduisante se heurte à des difficultés de faits. V. DOGIEL (1922-23) a décrit la conjugaison chez les Infusoires, *Ophryoscolex janus* de la panse d'une Antilope et *Cycloposthium bipalmatum* du cæcum du Cheval. Je ferai valoir une objection d'un autre ordre ; j'ai modifié, après bien d'autres auteurs, la composition et la réaction du milieu sans voir apparaître le moindre indice de sexualité. Contentons-nous d'enregistrer son absence et ne poursuivons pas des spéculations vaines.

Est-ce à dire que les Flagellés parasites ne parcourent pas une évolution compliquée ? Pas le moins du monde. L'exemple des Herpétomonadinés se présente immédiatement à l'esprit pour affirmer le contraire. Nous avons établi, avec le professeur DUBOSCQ (1924), un cycle complexe pour *Janickiella Grassii*, Tétramitidé de notre *Calotermes*. Nous l'avons retrouvé, avec le stade *Trichomonas* en moins, chez *Devescovina Hilli* d'un *Glyptotermes* australien. Enfin, et tout à fait indépendamment de nos recherches sur les parasites des Termites, l'examen systématique des très petits Flagellés intestinaux, toujours négligés, nous a conduit au même résultat pour *Monocercomonas orthopterorum*, *Trichomonas batrachorum*, *T. caviae*, *T. muris*, *T. anatis*, *T. colubrorum*. Nous sommes en mesure d'affirmer qu'un cycle d'un ordre analogue existe pour les Hypermastigines : tel est le cas d'*Holomastigotes* et de *Spirotrichonympha*, dont nous connaissons des individus de 4 à 5 μ avec un seul corps parabasal. Nous avons aussi retrouvé les stades à un noyau de *Microrhopalodina*

1 DALLINGER a signalé des phénomènes de copulation chez les *Dallingeria*.

2. Les cycles des Giardies, tracés par NOC (1909) et HARTMANN (1911) (stade *Octomitus* et autogamie) ton été réfutés par l'unanimité, ou presque, des protistologues.

inflata (dans *Calotermes flavicollis*), tels que les ont signalés GRASSI et FOÁ (1911). GRASSI (1917) a signalé l'existence de stades analogues chez certaines *Stephanonympha* (cf. *Oxymonas* de JANICKI 1915). Tout tend à démontrer que les Calonymphidés parcourent, eux aussi, un cycle dont nous ne connaissons que quelques phases.

Ces évolutions me paraissent construites sur le type de celles des Herpétomonades ; je l'ai dit à propos de *Proteromonas lacertae*. Les travaux de CHATTON (1913) et de MAC CULLOCH (1915-17) sur les Herpétomonadinés des Insectes montrent clairement l'existence d'une succession de stades, ayant l'enkystement comme aboutissant normal. Sous toutes leurs formes, à l'exception du kyste et de l'état trypanoïde (d'après CHATTON), les Herpétomonades possèdent la possibilité de se diviser. Nous avons relevé le même fait pour les Trichomonades ; le *Trimitus*, le stade *Eutrichomastix* et l'adulte peuvent se reproduire par division binaire ou multiple. Le cas de *Proteromonas lacertae* qui, de prime abord, semble assez spécial, à cause des stades pseudo-kystes, s'apparente à celui de *Crithidia leptocoridis* ou de *C. euryophthalmi* dans lequel MAC CULLOCH a décrit des plasmodies fort comparables aux mastigontes du Flagellé des Lézards.

Nous sommes donc naturellement conduits à la conception d'un cycle relativement simple partant d'un individu de petite taille qui subit de légères et progressives modifications morphologiques, pour aboutir au trophozoïte adulte capable de s'enkyster. Sous tous ses états, le Flagellé se reproduit par bipartition longitudinale ou par division multiple (somatelle). Des stades qui rappellent les schizontes des Sporozoaires peuvent s'insérer sur ce cycle (plasmode des *Crithidia*, pseudo-kyste des *Proteromonas*). L'évolution sous le kyste de résistance reste ténébreuse ; elle comporte fréquemment une ou plusieurs divisions nucléaires (*Trichomonas*, *Chilomastix*, *Giardia*, *Octomitus*) mais nous ne connaissons pas avec précision les formes qui en sortent. Y aurait-il alors quelques phénomènes sexuels ? Si la petite taille de certains individus, qui proviennent peut-être de kystes, autorise, jusqu'à un certain point, à voir en eux des gamètes, nous n'avons cependant aucune preuve positive en faveur de cette hypothèse.

CHAPITRE XVI

ESSAI SYSTÉMATIQUE

L'étude cytologique de plusieurs genres de Protomastigines nous a convaincu de la grande homogénéité de cet ordre et du peu d'importance du nombre des Flagelles. Le grand obstacle qui s'opposait au rapprochement des Herpétomonadinés avec les Bodoninés a disparu grâce à notre connaissance exacte du « kinetonucleus ». La considération de certaines formes telles que le *Pyramidomonas agamæ* comble, presque complètement, le hiatus que l'on relevait entre *Bodo* et Herpétomonades. Ce Flagellé (fig. LXXVI) possède fondamentalement la disposition décrite chez *Proteromonas lacertæ* (avec le paracentrosome en moins), le blépharoplaste est uni d'une part au noyau par un rhizoplaste et, d'autre part, au parabasal par un long filament. Les rapports des divers organites se présentent de la même façon chez l'Herpétomonadiné et le Bodoniné; si nous donnions un deuxième flagelle au *Pyramidomonas*, nous aurions un Protozoaire, qui se placerait au voisinage immédiat du genre *Proteromonas*. Les *Rhizomastix* sont probablement construits sur le même type, mais leur cytologie, imparfaitement connue, ne permet pas d'en faire, à coup sûr, des formes de passage des Herpétomonadinés aux Bodoninés.

De ces derniers, la transition s'opère aisément pour parvenir aux Polymastigines. Nous avons déjà établi un parallèle entre *Proteromonas* et *Tetramastix* et montré que ce dernier genre dérive très probablement de Bodoninés; d'ailleurs, rappelons que *Proteromonas* fut placé à la base des Polymastigines par DOFLEIN qui créa, pour ce genre, la famille des *Prowazellidae*.



FIG. LXXVI. *Pyramidomonas agamæ* d'après la figure 1 d'AWERINZEW. b, blépharoplaste; n, noyau; p, appareil parabasal.

Enfin, après les belles recherches de GRASSI et de JANICKI, on sait que les Polymastigines constituent certainement, la souche des Hypermastigines. DUBOSCQ (1918) a pu écrire avec raison : « Les Trichonymphines sont des Tétramitidés polyénergides ou géants ». Mais il est assez difficile d'indiquer les types qui ont bien pu leur donner naissance. Selon toute vraisemblance, les Hypermastigines sont polyphylétiques et dérivent de divers Tétramitidés ; je ne serai pas éloigné de croire qu'en particulier les familles des Lophomonadidés (*Joenia* compris) et des Holomastigotidés n'ont pas les mêmes ancêtres ; le jeu des mutations a pu troubler la morphologie au point de masquer la communauté d'origine. Les Lophomonadidés ont sûrement pour point de départ quelque *Eutrichomastix*, à moins que ce ne soit quelque *Monocercomonas* dont un représentant coexiste, précisément dans la Blatte, avec des *Lophomonas*. D. MACKINNON (1918 a) a voulu voir la souche des *Lophomonas* dans les *Polymastix* ; la costulation (?) et le mode de division lui paraissent de forts arguments. Le premier a perdu toute valeur après ce que nous en avons dit. Pour la division, rappelons que les flagelles des *Polymastix* et des *Monocercomonas* ne se renouvellent pas à chaque période de reproduction, comme cela se produit pour les *Lophomonas*. Cependant, nous savons que la division du noyau peut s'effectuer sans influencer l'appareil flagellaire et ceci est peut-être bien l'amorce de cela. Il ne faut pas ajouter trop d'importance à de pareilles considérations ; le *Chilomastix* renouvelle ses flagelles après chaque division et ne peut pourtant pas être pris comme forme souche des *Lophomonas*. Si nous nous adressons à la *Parajoenia Grassii*, la persistance d'un gros flagelle traînant, d'une costule et d'un axostyle évasé antérieurement nous permet de dire qu'il est plus raisonnable d'envisager les *Eutrichomastix* comme étant les ancêtres possibles des Hypermastigines. Mais les genres *Eutrichomastix* et *Monocercomonas* sont si voisins, que donner l'un ou l'autre pour origine du phylum revient à peu près au même. Les Calonymphidés peuvent être compris comme des Tétramitidés polyénergides ou coloniaux provenant d'un type *Monocercomonas*.

Tant qu'aux Diplozoaires (= Distomatinés de KLEBS), depuis les recherches de DANGEARD (1902), on les considère comme des Tétramitidés doubles, monstruosité fixée. KOFOID et SWEZY ont voulu voir dans *Chilomastix* la souche des *Giardia*. Comme je l'ai déjà dit, cette hypothèse n'est pas soutenable. La souche des Diplozoaires doit de préférence être recherchée parmi les formes libres dépourvues de vrai axostyle et por-

teuses d'une dépression. Ces conditions sont assez bien réalisées par les *Tetramitus* (voir en particulier *T. rostratus*).

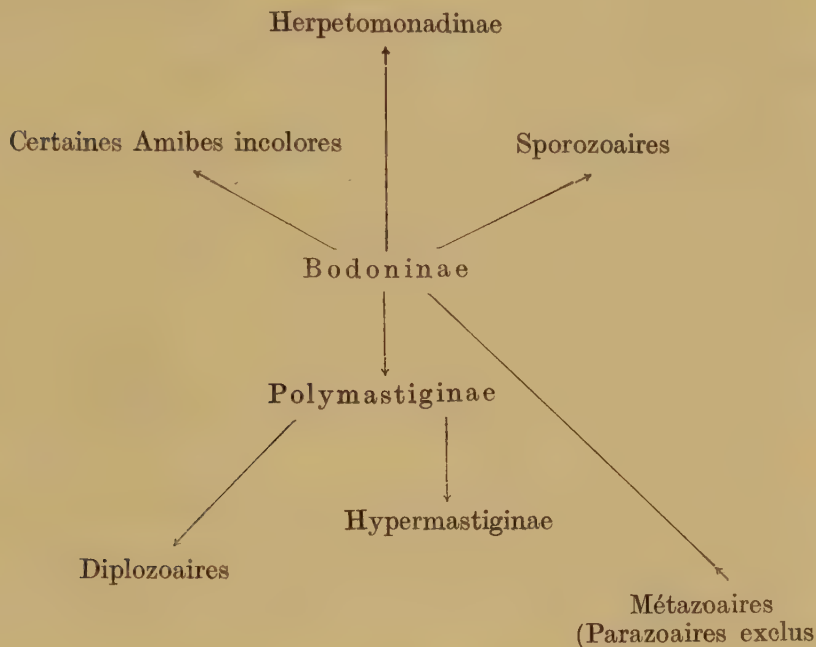
Nous ferons entrer dans la sous-classe des Protomastigines, en prenant ce terme au sens de SENN (1902) et non de KLEBS (1893), les ordres suivants :

Les HERPETOMONADINAE, les BODONINAE, les BICÆCINAE, les POLYMASTIGINAE avec cinq familles : 1^o *Trimastigidae* (SENN 1902, non ALEXEIEFF 1917) pour les genres *Trimastix*, *Dallingeria* et *Elvirea* ; 2^o *Tetramitidae* (BÜTSCHLI emen.) ; 3^o *Pyrsonymphidae* pour les genres *Pyrsonympha* et *Streblomastix*, 4^o *Embadomonadidae* (*Embadomonas*, *Chilomastix*, *Chilomitus*), 5^o *Calonymphidae* (*Calonympha*, *Stephanonympha*...), les HYPERMASTIGINAE avec trois familles : 1^o *Lophomonadidae* ; 2^o *Trichonymphidae*, 3^o *Holomastigotidae* et enfin les DISTOMATINAE (= DIPLOZOAIRES).

Nous éliminons donc les MONADINAE avec leurs trois familles *Oicomonadidae*, *Monadidae* et *Amphimonadidae*, car ALEXEIEFF (1911 d) a mis en évidence, d'une façon indiscutable, que ces Flagellés sont des Chrysomonadines incolores. Nous rejetons aussi les CHOANOFLAGELLÉS (= CRASPEDOMONADINAE) qui représentent sûrement un phylum spécial, caractérisé par sa collerette et son mode de division. Par contre, nous y incorporons les DIPLOZOAIRES dont SENN, LEMMERMANN et autres font une sous-classe. Nous y maintenons les BICOECINAE qui possèdent un appareil parabasal, mais les rapports de cet ordre avec les autres n'apparaissent pas clairement. Peut-être s'apparentent-ils aux BODONINAE ?

Il nous resterait à examiner l'origine même des Protomastigines. Pour ma part, je ne suis nullement convaincu de l'état primitif des formes uniflagellées (Herpétomonadinés), dont on ne connaît pas, en fait, de représentants à vie libre. La cytologie du *Proleptomonas foecicola* WOODCOCK (1916) est trop mal connue, pour permettre de voir dans cette espèce la forme souche des Herpétomonadinés. Peut-être que les Bodoninés les ont directement engendrés, comme ils l'ont fait de plusieurs autres groupes. Ces Bodoninés forment un noyau absolument remarquable par tous les rameaux phylétiques dont ils sont le point de départ. La plupart des protistologues admettent, avec LÉGER et DUBOSCQ (1910), que les Sporozoaires prennent leur origine parmi les Bodoninés ; il ne me paraît pas absurde, après ce que j'ai dit du nombre des flagelles du spermatozoïde, qu'ils soient aussi les ancêtres des Métazoaires. Ils ont pu également

donner naissance à certaines Amibes incolores (les *Cercobodo*, placés par plusieurs auteurs parmi les Rhizomastigines, sont en réalité des Bodoninés qui peuvent devenir amoeboïdes).



Ainsi, les *Bodo* représentent vraisemblablement les plus primitifs des Zooflagellés et peuvent être compris comme le point de départ d'un grand nombre de phylum. Ces spéculations comportent, évidemment, une très large part d'hypothèse.

CONCLUSION

Dans la partie spéciale de cet ouvrage, nous nous sommes attachés à mettre au clair la cytologie fine des Protomastigines, à débrouiller le cycle évolutif de certaines d'entre elles et à préciser la position systématique de chaque genre étudié. Nous nous contenterons de rappeler les principaux de nos résultats. Nous avons montré que :

Les *Proteromonas* ont un cycle particulier, sans sexualité et très différent de celui qu'on leur attribuait jusqu'à ce jour ;

Dans la division de ces Flagellés, le granule rhizoplastique (= condyle de DANGEARD) représente le vrai centrosome, qui est permanent ;

Ce centrosome engendre le blépharoplaste, le rhizoplaste et les flagelles ;

La segmentation des pseudo-kystes dépend de la pression osmotique du milieu ambiant ;

L'agglomération est en relation étroite avec l'ionisation du milieu ;

Les *Blastocystis* n'ont aucun rapport avec les *Proteromonas* ; leur mode de reproduction comporte une phase de « sporulation » qui ne peut être comparée à la segmentation des pseudo-kystes.

Les *Blastocystis* ont des affinités végétales difficiles à préciser ;

Les *Tetramastix* ont un appareil parabasal dont la substance chromophobe s'écoule dans le plasma sous forme de gouttelettes ;

Les *Monocercomonas* ont un appareil parabasal typique et le *M. orthoteriorum* part de stades très petits pour aboutir à des formes avec un épais flagelle traînant, accolé par sa base au plasma ;

Les côtes cuticulaires des *Polymastix* et *Lophomonas* sont des Schizophytes du genre *Fusiformis*, pouvant passer dans le kyste ;

Les *Trichomonas* possèdent un appareil parabasal qui rejette des sphérules chromophobes dans le plasma ; leur axostyle se forme *de novo* au cours de chaque division, à partir d'une fibrille chromatique, issue du blépharoplaste, autour de laquelle se dépose une substance hyaline ;

Les *Trichomonas* passent, avant d'arriver à l'état adulte, par des stades *Trimitus*, *Eutrichomastix*, ils peuvent se diviser à n'importe quel stade de leur évolution ;

Le kyste se forme graduellement avec résorption de l'axostyle, chute des flagelles antérieurs, rejet de la côte, des grains paracostaux et du flagelle postérieur. L'appareil parabasal persiste, dans le kyste, sous forme d'une petite sphère à structure hétérogène ;

Le passage de l'*Eutrichomastix* au *Trichomonas* peut être obtenu artificiellement par les solutions alcalines, légèrement hypotoniques, et s'observe au cours du développement des *Trichomonas*. Il y a donc lieu de réunir les deux genres *Trichomonas-Eutrichomastix* ;

Les *Chilomastix* possèdent un véritable appareil parabasal et deux fibrilles sans rapport avec le cytopharynx ; l'une représente probablement une côte, l'autre un axostyle rudimentaire.

Dans la partie générale, nous nous sommes appliqués à caractériser l'appareil parabasal qui se compose typiquement de deux substances, l'une chromophobe, l'autre chromophile. Nous avons confirmé l'homologie avec les dictyosomes des cellules sexuelles des Métazoaires. L'appareil parabasal peut être compris comme un appareil de Golgi primitif.

Il paraît exister chez toutes les Protomastigines, à tous les stades de leur évolution (exception pour les *Lophomonas* ?). Sa fonction, difficile à préciser, semble être d'ordre trophique et pas obligatoirement liée à l'activité flagellaire.

Nous avons montré que la similitude des structures du spermatozoïde et de diverses Protomastigines témoigne d'une communauté d'origine et ne doit pas être regardée comme une convergence fortuite. La poussée des flagelles et le morcellement du centrosome s'effectue de la même façon dans la spermie et dans le Flagellé (cas typique du *Proteromonas lacertae*). Les homologues peuvent s'étendre à des organites tels que l'acrosome et le filament de soutien. Nous avons réfuté la plupart des homologues proposées par ALEXEIEFF.

Nous avons démontré l'existence d'un cycle chez les Polymastigines et les Hypermastigines, sans toutefois y découvrir un acte sexuel. Nous inclinons à croire que les gamètes, s'il y en a, se forment, soit dans le kyste, soit à la sortie de celui-ci. Un tel cycle serait superposable à celui des Opalines, Ciliés douteux.

Les Protomastigines (Choanoflagellés exclus, Diplozoaires inclus) constituent une série évolutive très homogène, particulièrement bien caractérisée par son appareil parabasal presque toujours en rapport avec le blépharoplaste. Nous supposons que la souche de ce phylum doit être recherchée parmi les Bodoninés à flagelles égaux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1909 a. ALEXEIEFF (A.). Les Flagellés parasites de l'intestin des Batraciens indigènes. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, T. LXVII, p. 199-201.)
- 1909 b. — Formes de passage entre le genre *Bodo* Ehrenberg et le genre *Trypanoplasma* Laveran et Mesnil. (*Ibid.*, T. LXVII, p. 649-651.)
- 1909 c. — Un nouveau *Trichomonas* à quatre flagelles antérieurs. (*Ibid.*, T. LXVII, p. 712-714.)
- 1910 a. — La structure des « Binucléates » de Hartmann. (*Ibid.*, T. LXIX, p. 532.)
- 1910 b. — Sur les Flagellés intestinaux des Poissons marins (note préliminaire). (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5]. T. VI, p. v-xx.)
- 1911 a. — Sur les kystes de *Trichomonas intestinalis* dans l'intestin des Batraciens. (*Bull. Scient. France et Belgique* [7], T. XLIV, p. 333-355.)
- 1911 b. — Sur la nature des formations dites Kystes de *Trichomonas intestinalis*. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. LXXI, p. 296-298.)

- 1911 c. — Notes sur les Flagellés. I. Quelques Flagellés intestinaux nouveaux ou peu connus. — II. Quelques Flagellés communs dans les infusions. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5], T. VI, p. 491-527.)
- 1911 d. — Sur la position des Monadidés dans la systématique des Flagellés. Quelques observations sur le *Monas vulgaris*. Signification du blépharoplaste. (*Bull. Soc. zool. France*, T. XXXVI, p. 96-103.)
- 1911 e. — Sur la morphologie et la division de *Bodo caudatus*. (Duj.) Stein. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXX, p. 130.)
- 1911 f. — Sur la famille des *Cercomonadina* Bütschli emend. (non *Cercomonadidae* Kent.) (*Ibid.* T. LXXI, p. 506-508.)
- 1911 g. — Sur la spécification dans le genre *Trichomonas* Donné. (*Ibid.* T. LXXI, p. 539-541.)
- 1912 a. — Sur la révision du genre *Bodo* Ehrebg. (Réponse à M. le professeur M. Hartmann). (*Arch. Protistenk.* T. XXVI, p. 413-419.)
- 1912 b. — Sur quelques noms de genres des Flagellés qui doivent disparaître de la nomenclature pour cause de synonymie ou pour toute autre raison. Diagnoses de quelques genres récemment étudiés. (*Zool. Anz.* Vol. XXXIX, p. 674-680.)
- 1912 c. — Sur quelques Protistes d'une Tortue de Ceylan (*Nicoria trijuga*). (*Ibid.* Vol. XL, p. 97-105.)
- 1912 d. — Quelques remarques à propos de la spécificité parasitaire. Sur le véritable nom de *Cryptobia* (= *Trypanoplasma*) *intestinalis* et sur celui du Trypanosome pathogène des Mammifères, quelques autres questions de synonymie chez les Protozoaires. (*Ibid.* Vol. XLI, p. 17.)
- 1912 e. — Homologie entre le stigma des Eugléniens et le kinetonucleus des Flagellés binucléates. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5]. T. X, Notes et Rev., p. LXVI-LXXII.)
- 1914 a. — Notes protistologiques. 1^o Problème des Trypanosomes ; 2^o Division du *Codonosiga botrytis* ; 3^o Faune intestinale d'*Hæmopis sanguisuga*. (*Zool. Anz.* Vol. LXIII, p. 515-524.)
- 1914 b. — Notes protistologiques. 4^o Problème des *Leishmania* ; 5^o Problème de l'Amibe de la dysenterie ; 6^o Encore sur la spécificité parasitaire et la parasitologie comparée ; 7^o Sur le stade chromidial (ou mitochondrial) chez un Cilié holotriche ; 8^o Sur la révision des genres de la famille des *Polymastigina* Blochmann. (*Ibid.* Vol. XLIV, p. 193.)
- 1916 a. — Mitochondries chez quelques Protistes. Mitochondries glycoplastes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIX, p. 1072-75.)
- 1916 b. — Mitochondries chez quelques Protistes. Mitochondries glycoplastes et adipoplastes. Caractères généraux des mitochondries. (*Ibid.* T. LXXIX, p. 1076.)
- 1917 a. — Mitochondries et corps parabasal chez les Flagellés. (*Ibid.* T. LXXX, p. 358-361.)
- 1917 b. — Mitochondries et rôle morphogène du noyau. (*Ibid.* T. LXXX, p. 361-366.)
- 1917 c. — Nature mitochondriale du corps parabasal des Flagellés. (*Ibid.* T. LXXX, p. 499-502.)

- 1917 d. — Sur les mitochondries à fonction glycoplastique. (*Ibid.* T. LXXX, p. 510-512.)
- 1917 e. — Sur la fonction glycoplastique du kinétoplaste (= kinetonucleus) chez les Flagellés. (*Ibid.*, T. LXXX, p. 512-514.)
- 1917 f. — Sur le cycle évolutif et les affinités du *Blastocystis enterocola*. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LVI, N. et R., p. 113-128.)
1918. — Sur un Flagellé coprozoïque *Alphamonas coprocola* n. g., n. sp. (*Ibid.* T. LVII, N. et R., p. 1-11.)
1923. — Le cycle d'*Alphamonas (Bodo) edax* (en russe). (1^{er} Congrès zool. russe. Petrograd, XII, 1922.)
- 1924 a. — Comparaison entre la structure des spermatozoïdes et celle des Flagellés. (*Arch. f. Protistenk.* T. XLIX, p. 104-111.)
- 1924 b. — Le corps parabasal, l'axostyle et les mitochondries chez les Flagellés. (*Arch. russes de Protistologie.* T. III, en russe avec un résumé français.)
1925. ANDREWS (J.-M.). Morphology and mitosis in *Trichomonas termopsisidis*, an intestinal Flagellate of the Termite, *Termopsis*. (*Biol. Bull.* Vol. XLIX, p. 19-85.)
1910. APSTEIN (C.). *Clyclopterus lumpus* des Seehase. Seine Fischerei und sein Mageninhalt. (*Mitt. deutsch. Seefisch. Ver.* T. XXVI, p. 450.)
1916. ARAGÃO (H. DE BEAUREPAIRE). Pesquisas sobre o *Copromastix Prowazeki*, n. g., n. sp. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* Rio-de-Janeiro. T. IX, p. 64.)
1922. — Etudes sur les *Blastocystis*. (*Ibid.* T. XV, p. 143.)
1917. ARCY W. THOMPSON (d'). On Growth and Form. (*Cambridge.*)
1916. AVERINZEW. Contribution à l'étude des Protozoaires des régions tropicales de l'Afrique. II. Sur une nouvelle espèce de *Nyctotherus*. III. Un nouveau Flagellé de l'intestin de l'*Agama mossambica* et sa reproduction végétative, etc. (*Journal russe de Zool.* T. I, fasc. 3, p. 450.)
1922. BACH (F.-W.) und KIEFER (K.-J.). Untersuchungen über *Blastocystis*. (*Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. I Origin.* T. LXXXIX, p. 72.)
1923. BACH (F.-W.) et QUAST (P.). Über Spirochaeten im Darne von *Cyclostoma elegans* Drap. und ihre Beziehungen zu *Trichodinopsis paradoxa* Clap. (*Ibid.*, Origin. I, T. XC.)
1900. BATAILLON (E.). La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. (*Arch. f. Ent. mech.* T. XI.)
1910. — Le problème de la fécondation. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5]. T. VI.)
1911. BEAUCHAMP (P. de). *Astasia captiva* n. sp. Euglénien parasite de *Catenula lemnae* Ant. Dug. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5], T. VI, N. et R., p. LII-LVIII.)
1914. — L'évolution et les affinités des Protistes du genre *Dermocystidium*. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLVIII, p. 1359.)
- 1923 a. BECKER (E.-R.). Observations of the morphology and life cycle of *Critidia gerridis* Patton in *Gerris remingis* Say. (*Journ. of Parasitology.* Vol. IX, p. 141-152.)
- 1923 b. — Observations on the morphology and life history of *Herpetomonas muscae-domesticae* in north american muscoid flies. (*Ibid.* Vol. IX, p. 199.)

1915. BELAR (K.). Protozoenstudien I. (*Arch. f. Protistenk.* T. XXXVI, p. 13.)
1916. — Protozoenstudien II. (*Ibid.* T. XXXVI, p. 241.)
1921. — Protozoenstudien III. (*Ibid.* T. XLIII, p. 431-462.)
1909. BENSEN (W.). Untersuchungen über *Trichomonas intestinalis* und *vaginalis* des Menschen. (*Ibid.* T. XVIII, p. 115.)
1884. BLOCHMANN. Bemerkungen über einige Flagellaten. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* T. XL, p. 42.)
1919. BOECK. Studies on *Giardia microti*. (*Berkeley Univ. Calif. Publ. Zool.* T. XIX, p. 55-134.)
1924. — Studies on *Tricercomonas intestinalis* (Wenyon and O'Connor, 1917). (*Am. Journ. of trop. Med.* T. IV, p. 519.)
1899. BORDET. Le mécanisme de l'agglutination. (*Ann. Inst. Past.* T. XIII, p. 225.)
1920. BOWEN (R.-H.). Studies on Insects spermatogenesis. I. History of the cytoplasmic components of the sperm in Hemiptera. (*Biol. Bull.* Vol. XXXIX.)
1924. — VI. Notes on the formation of the sperm in Coleoptera and Aptera with a general discussion of Flagellate sperms. (*Journ. of Morphology.* Vol. XXXIX, p. 351.)
1918. BOYD (M.-F.). A note on the cultivation of *Trichomonas intestinalis*. (*Journ. Parasitology Urbana.* T. IV, p. 168.)
1919. — Observations upon *Trichomonas intestinalis* in vitro. (*Journ. Parasitology Urbana.* T. V, p. 132-136.)
1924. BRESSLAU et SCREMIN. Die kerne der Trypanosomen und ihr Verhalten zur Nuclealreaktion. (*Arch. f. Protistenk.* T. XLVIII, p. 509.)
- 1917-1919. BRONTÉ-GATENBY (J.). The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. (*Quart. Journ. micro. Sc.* T. LII à LIV.)
1920. BRONTÉ-GATENBY et WOODGER. On the origin of the Golgi apparatus on the middle piece of the Ripe sperm of *Cavia* and the development of the acrosome. (*Ibid.* T. LV.)
1917. BRUG (S.-L.). Trichomonascysten. (*Geneesk. Tydschr. v. Nederl. Indie.* T. LVII, p. 347.)
1912. BRUMPT (E.). Colite à *Tetramitus Mesnili* (Wenyon 1910) et colite à *Trichomonas intestinalis* Leuckart 1879; *Blastocystis hominis* n. sp. et formes voisines. (*Bull. Soc. Path. exot.* T. V, p. 725.)
1922. BUNTING (M.-A.). Preliminary note on *Tetramitus* a stage in the life cycle of a coprozoic *Amoeba*. (*Proc. nat. Acad. Sc. Washington.* T. VIII, p. 294-300.)
1878. BÜTSCHLI. Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten undeiniger verwandter Organismen. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Vol. XXX, p. 205.)
- 1883-87. — Protozoa. II. Abt. Mastigophora. (*Bronns Klassen u. Ordn. Tierreichs.*)
1892. — Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figuren. (*Naturhist. Med. Ver. Heidelberg.* n. série.)
1911. CÉPÈDE et WILLEM. Observations sur *Trichodinopsis paradoxa*. (*Bull. Scient. France et Belgique.* T. XLV, p. 239.)
1909. CHAGAS (C.). Ueber eine neue Trypanosomiasis des Menschen. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* Vol. I, p. 159-218.)

1916. CHALMERS (A.) et PEKKOLA (W.). A new human intestinal Flagellate in the anglo-egyptian Sudan. (*Journ. trop. Med. hyg.* London. Vol. XIX, p. 142.)
- 1917-18. — Genera of the Tetramitidae. (*Ann. of trop. Medic. a. Paras.* Vol. XI, p. 251 et 259.)
1918. a — *Chilomastix Mesnili* (Wenyon 1910). (*Ibid.* Vol. XI, p. 211-264.)
1918. b — *Enteromonas hominis* and *Protetramitus testudinis* n. g., n. sp. (*J. trop. Med.* Vol. XXI, p. 129.)
1919. — *Dicercomonas soudanensis* n. g., n. sp. (*Ibid.* Vol. XXII, p. 29-30 et 190.)
1913. CHAMPY (C.). Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LII, p. 13.)
- 1910 a. CHATTON (Ed.). Essai sur le noyau et la mitose chez les Amœbiens. Faits et théorie. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. XLV, p. 267.)
- 1910 b. — *Pleodorina californica* à Banyuls-sur-Mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. (*Bull. Sc. France et Belgique.* Vol. XLIV, p. 309.)
1917. — Les *Blastocystis*, stades du cycle évolutif de Flagellés intestinaux. (*C. R. Soc. Biol.* Vol. LXXX, p. 555-60.)
- 1918 a. — Flore et faune intestinales observées au Laboratoire militaire de bactériologie du Sud-Tunisien (à Gabès). (*Arch. Inst. Pasteur de Tunis.* T. X, p. 205-220.)
- 1918 b. — Présence d'un Flagellé intestinal du genre *Trichomastix* dans le sang et les organes du Gecko (*Tarentola mauritanica*), cultures sur gélose au sang N. N. N. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXI, p. 343-346.)
- 1918 c. — Culture pure et indéfinie d'un Flagellé intestinal du genre *Trichomastix* sur organes en autolyse aseptique. (*Ibid.* T. LXXXI, p. 346.)
- 1918 d. — Principaux facteurs physiques qui conditionnent la culture pure des Flagellés intestinaux du genre *Trichomastix*. (*Ibid.* T. LXXXI, p. 714.)
- 1918 e. — La nutrition des Flagellés intestinaux du genre *Trichomastix* en culture pures. Simplifications rationnelles de la méthode de culture. Les tissus coagulés. (*Ibid.* T. LXXXI, p. 774.)
1920. — Culture indéfinie d'un *Trichomonas* intestinal du Cobaye : essai de purification, action morphogène des milieux sur la membrane ondulante. (*Ibid.* T. LXXXIII, p. 69.)
1923. — Technique de double inclusion à l'agar et à la paraffine pour microtomie, avec orientation ou en masse, d'objets très petits. (*Ibid.* T. LXXXIX, p. 199.)
1924. — Sur les connexions flagellaires des éléments flagellés. Centrosomes et mastigosomes. La cinétide, unité cinétoflagellaire. Cinétides simples et cinétides composées. (*Ibid.* T. XCI, p. 577.)
1925. — *Pansporella perplexa*. Réflexions sur la biologie et la phylogénèse des Protozoaires. (*Ann. sc. nat. Zool.* T. VIII, p. 1.)
1921. CHATTON et PÉRARD. Les *Nicolléllidae*, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans et le cycle évolutif des Ciliés. (*Bull. biol. France et Belgique*, T. LV, p. 87.)
1924. CHATTON et LWOFF. Un Protéomyxé *Cinetidomyxa nucleoflagellata* n. g., n. sp. à cinétide intracytoplasmique et sa multiplication. (*C. R. Soc. Biol.*, T. XCI, p. 584.)

1924. CHATTON et WEILL. Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos Schwartzi* et ses relations avec l'appareil nucléaire. (*Ibid.* T. XCI, p. 580.)
1911. CHEVROTON et VLÈS. La cinématographie du développement embryonnaire de l'Oursin. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5], T. VIII, p. 449.)
1923. CLEVELAND (L.-R.). Symbiosis between *Termitis* and their intestinal Protozoa. (*Proceed. nat. Ac. of Sc.* Vol. IX, p. 424.)
1924. — The physiological and symbiotic relationships between the intestinal Protozoa of Termites and their Host, with special reference to *Reticulitermes flavipes* Kollar. (*Biological Bulletin.* Vol. XLVI.)
1912. COLLIN (B.). Etude monographique sur les Acinétiens. II. Morphologie, physiologie, systématique. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LI.)
1913. — Sur un ensemble de Protistes parasites des Batraciens. (*Ibid.* T. LI; N. et R., p. 59.)
1914. — Notes protistologiques, *Cryptobia carinariae* n. sp. (*Ibid.* T. LIV; N. et R., p. 84.)
1921. CUNHA (da) et MUNIZ. Sobre Flagellados parasitos. I. *Monocercomonas caviae*. (*Brazil Medico*, p. 379.)
1923. — Parasitismo de *Trichomonas* por Chytridiaceae do genero *Sphaerita* Dangeard. (*Ibid.*)
1923. CUNHA (da) et PACHECO (G.). Recherches sur les Flagellés intestinaux de l'Homme. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIX, p. 765-67.)
1881. CUNNINGHAM. On the development of certain microscopic Organisms occurring in the intestinal canal. (*Quart. Journ. micro. Sc.* Vol. XXI, p. 234.)
1919. CUTLER. Observations on the Protozoa parasitic in the hin gut of *Archotermopsis Wroughtoni* Desn. I. *Ditrichomonas* (*Trichomonas*) *termitis* Imms. (*Quart. Journ. of micro. Sc.* T. LXIII.)
1920. — Protozoa parasitic in Termitis. II. *Joenopsis polytricha* n. g., s. sp. with brief on two new species *J. cephalotricha* and *Microjoenia axostylis*. (*Ibid.* T. LXIV.)
1874. DALLINGER et DRYSDALE. Research into the Life-History of the Monads. (*Month. Microsc. Journ.* No 62.)
- 1901 a. DANGEARD (P.-A.). Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde. (*C. R. Ac. Sc.* T. CXXXII, p. 889.)
- 1901 b. — Etude sur la structure de la cellule et de ses fonctions. Le *Polytoma uvella*. (*Le Botaniste.* Vol. VIII, p. 32-48.)
1902. — L'organisation du *Trepomonas agilis* Dujardin. (*C. R. Ac. Sc.* T. CXXXV, p. 1366.)
1910. — Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. (*Le Botaniste*, Vol. XI.)
1875. DAVAINÉ. Monadiens. (*Dict. encycl. d. Sc. méd.* [2]. Vol. IX, p. 115-130.)
1914. DERRIEU et RAYNAUD. Dysenterie chronique à Flagellé nouveau. (*Bull. Soc. Path. exot.* T. VII, p. 100.)
1923. DESCHIENS (R.). Variations tinctoriales et morphologiques de *Giardia intestinalis*. (*Bull. Soc. Path. exot.* T. XVI, p. 323-35.)

1924. — Variations tinctoriales et métabolisme de l'amidon chez *Giardia*. (*Ibid.*, T. XVII, p. 889-94.)
1907. DOBELL, CLIFFORD. *Trichomastix serpentis* n. sp. (*Quart. Jour. micr. Sc.* T. LI, p. 449.)
1908. — Some remarks upon the autogamy of *Bodo lacertae*. (*Biol. Centralbl.* T. XXVIII, p. 548.)
- 1909 a. — The « autogamy » of *Bodo lacertae* a reply doc. D. Prowazek. (*Ibid.* T. XXIX, p. 363.)
- 1909 b. — Research on the intestinal Protozoa of Frog and Toads. (*Quart. Journ. micros. Sc.* T. LIII, p. 201.)
1910. — On some parasitic Protozoa from Ceylan. (*Spolia zeylanica*. Vol. III, p. 65.)
1921. DOBELL et O'CONNOR. The intestinal Protozoa of Man. (Londres, John Bale fils et Danielson, édit.)
1916. DOFLEIN (F.). Lehrbuch der Protozoenkunde. (Vierte Auflage. Iena.)
1908. DUBOSCQ (O.). Sur la motilité des filaments axiles dans les spermatozoïdes géants de la Paludine. (*C. R. du Congrès des Soc. savantes en 1907* ; sect. des Sc.)
1918. — *Selysina perforans* Dub. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LVIII, p. 1-53.)
1923. DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.). Sur les petits Flagellés du *Calotermes flavicollis*. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXVII, p. 362.)
- 1924 a. — Notes sur les Protistes parasites des Termites de France. I. *Trichomonas trypanoides* n. sp. (*C. R. Soc. Biol.* T. XC, p. 547.)
- 1924 b. — Notes sur les Protistes parasites des Termites de France. II. Sur l'évolution de *Janickiella Grassii* Dub. et Gras. (*Ibid.* T. XC, p. 1442.)
- 1925 a. — Notes sur les Protistes parasites des Termites de France. III. L'appareil parabasal et son évolution chez *Homolastigotes elongatum* Grassi. (*Ibid.* T. XCII, p. 154.)
- 1925 b. — L'appareil parabasal des Flagellés et sa signification. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXX, p. 477.)
- 1925 c. — Notes sur les Protistes parasites des Termites de France IV. Appareil de Golgi, mitochondries et vésicules sous-flagellaires de *Pyrsonympha vertens* Leidy. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIII, p. 345.)
- 1926 a. — Les Schizophytes de *Devescovina Hilli* n. sp. (*Ibid.* T. XCIV, p. 33-34.)
- 1926 b. — Les Flagellés et Schizophytes de *Calotermes (Glyptotermes) iridipennis* Frogg. (*Arch. Zool. exp. et gén.* sous presse).
1908. DÜRING (A.). Studien über Agglomeration und Immunität bei *Trypanosoma Lewisi*. (*Inaug. Dissert.* Bern.)
1904. ENTZ (G.). Die Fauna der Continentalen Kochsalzwässer. (*Math. nat. Berichte Ungarn.* Vol. XIX, p. 89.)
1913. ESCOMEL (E.). Sur la dysenterie à *Trichomonas* à Arequipa (Pérou). (*Bull. Soc. Path. exot.* T. VI, p. 120.)
1919. — La Tricomonosis intestinal (Lima).
1925. — A propos de quelques Flagellés de Reptiles et de Batraciens observés à Arequipa (Pérou). (*Bull. Soc. Path. exot.* T. XVIII, p. 58.)

1910. FANTHAM (H.-B.). Observation on the parasitic of the red grouse (*Lagopus scoticus*) with a note on the grouse fly. (*Proceed. Zool. Soc. London*, p. 692-708.)
1909. FAURÉ-FRÉMIET (E.). Sur un cas de symbiose présenté par un Infusoire cilié. (*C. R. Soc. Biol. T. LXVII*, p. 113.)
- 1909-10. — Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. (*Arch. Anat. mic. T. XI*.)
- 1921 a. FAUST (E.-C.). The human *Trichomonas* in North China. (*Amer. Journ. of Hygiene T. I*, p. 410.)
- 1921 b. — Notes on *Embadomonas sinensis* Faust et Wassel. (*J. Parasit. Urbana. T. IX*, p. 53.)
1922. — A study of *Trichomonas* of the guinea pig from Peking. (*Arch. Protistenk. T. XLIV*, p. 115.)
1921. FAUST et WASSEL. Preliminary survey of the intestinal parasites of man in the central Yangtze Valley. (*China Med. Journ. T. XXXV*, p. 532.)
1923. FEDOROVA (T.-F.). Le cycle évolutif de la Grégarine *Diplocystis phryganae* et ses rapports avec la métamorphose de l'hôte. (*Procès-verbaux du premier Congrès des Zoologistes, Anatomistes et Histologistes russes à Petrograd*.)
1904. FOÀ (Anna). Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. II. Processo di divisione delle Triconinfe. Note prélim. (*Rend. C. Acc. Lincei* [5]. Vol. XIII, sem. 2, p. 618.)
1905. — Due nuovi Flagellati parassiti. Nota prelim. (*Ibid.* [5]. Vol. 14, sem. 2, p. 542.)
1916. FONSECA (R. da). Estudos sobre os Flagelados parasitos do Mamíferos do Brazil. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz. Rio-de-Janeiro. T. VIII*, p. 5.)
1917. — Sobre os Flagelados parasitos (4 a, 5 a, nota previa). (*Brazil Medico, XXXI*, p. 305-306 et 417.)
1918. — Sobre os Flagelados parasitos. Infecções por *Enteromonas*. (9 a nota previa). (*Ibid.* p. 313.)
1920. — Estudos sobre os Flagelados parasitos. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz. T. XII*, p. 51.)
1913. FRANÇA (C.). Quelques observations sur les genres *Monocercomonas* et *Polymastix*. (*Bull. Soc. portugaise Sc. nat.*, p. 105.)
1918. — Observations sur les Trichonymphines. (*Anais Sc. da Fac. de Med. do Porto. T. IV*.)
1914. GÄBEL (M.). Zur Pathogenität der Flagellaten. Ein Fall von Tetramitiden-diarrhoe. (*Arch. Protistenk. T. XXXIV*, p. 1-34.)
1916. GALIANO (E.-F.). La acción del nitrato de plata reducido (figacion al urano formol) sobre algunos Protozoos. (*Treb. Soc. Biol. Barcelona. T. V*, p. 21.)
1903. GALLI-VALERIO. Notes de parasitologie. (*Centralbl. f. Bakt. I. Orig.*, T. XXXV.)
1912. GAUDUCHEAU (A.). Recherches sur la multiplication des Entamibes. (*Transac. 2^a Biennal med. cong. Hong-Kong*, p. 74. Moronha and Co Hong-Kong, 1912.)
1911. GINESTE (Ch.). Mouvements amoeboïdes et ondulatoires chez les Infusoires Flagellés. (*C. R. Soc. Biol. T. LXXI*, p. 1014.)

- 1913 a. — Chromidies et dualité nucléaire chez les Flagellés. (*Ibid.* T. LXXIV, p. 405.)
- 1913 b. — L'appareil nucléaire de quelques Cercomonades (*Ibid.* T. LXXIV, p. 408-410.)
- 1925 a. GIROUD (A.). Le chondriome, recherche sur sa constitution chimique et physique. (*Arch. Anat. microsc.* T. XXI, p. 145.)
- 1925 b. — Observations microchimiques sur les chondriosomes. Réaction des substances protéiques. (*C. R. Assoc. Anat.* 1925.)
1907. GOLDSCHMIDT (R.). Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. u. *Mastigina setosa* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* supp. I, p. 84-168.)
1916. GOODEY. Observation on the cytology of Flagellata and Amoebae obtained from old stored soil. (*Proc. Zool. Soc.* p. 309.)
1924. GRASSÉ (P.-P.). *Octomastix parvus* Alex. Diplozoaire parasite de la Cistude d'Europe. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCI, p. 439.)
- 1925 a. — Kystes de *Prowazekella* et *Blastocystis*. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXX, p. 697.)
- 1925 b. — Le vacuome et l'appareil de Golgi des Euglènes. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXI.)
- 1925 c. — L'appareil parabasal est-il un organe sécréteur ? (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIII, p. 1097.)
- 1926 a. — Sur le stigma ou appareil parabasal des Euglènes. (*Ibid.* T. XCIV, p. 1012.)
- 1926 b. — Sur la nature des côtes cuticulaires des *Polymastix* et du *Lophomonas striata*. (*Ibid.* T. XCIV, p. 1014.)
- 1879 a. GRASSI (B.). Dei Protozoi parassiti e specialmente di quelli che sono nell'uomo. (*Gaz. Med. Ital. Lomb.* T. XXXIX, p. 445.)
- 1879 b. — Intorno a speciali corpuscoli (Psorospermi) dell' uomo. (*Reale Lomb. di Sc. e Lett. Rendiconti.* Ser. II, T. XII, p. 632.)
1883. — Sur quelques Protistes endoparasites. (*Arch. ital. Biol.* T. III, fasc. 1.) Traduction française du mémoire « Intorno ad alcuni Protisti endoparasitici. » (*Atti d. Soc. ital. Sc. nat.* T. XXIV, p. 133-224, 1881.)
- 1888 a. — Morphologia e sistematica di alcuni Protozoi parassiti. (*R. C. Ac. Lincei*, 4a Ser., 1^{er} semestre, p. 5-12.)
- 1888 b. — Significato pathologico dei Protozoi parassiti dell' uomo. (*Ibid.* 4 ser., 1^{er} sem., p. 83.)
1904. GRASSI et Foà. Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. I. Processo di divisione delle *Joenie* e forme affini. Nota prelim. (*Ibid.* [5]. Vol. XIII, sem. 2, p. 241.)
1911. — Intorno ai Protozoi dei Termitidi. (*Ibid.* [5], Vol. XX, sem. 1, p. 725.)
1904. GUILLIERMOND (A.). Sur le noyau de la Levure. (*Annales mycologiques.* T. II, p. 184.)
1912. — Les Levures (Paris, Doin, édit.)
1915. — Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues. (*Rev. gén. de Botanique.* T. XXVII, p. 193.)
1918. — Analyses des travaux d'Alexeieff sur les *Blastocystis*. (*Bull. Inst. Pasteur*, T. XVI, p. 88.)
1921. — Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux ; chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoides. (*Arch. Biol.* T. XXXI.)

- 1916 a. HADDLEY (Ph. B.). The role of the Flagellated Protozoa in infective processes of the intestines and liver. (*Bull. agric. exp. stat. Rhode Island state Coll.* No 166.)
- 1916 b. — The avenue and developpement of Tissue infection in intestinal Trichomoniasis (*Ibid.*, No 168.)
1917. — The part played in the goblet cells in protozoan infections of the intestinal tract. (*Journ. of Med. Res.* T. XXXVI, p. 79.)
1912. HAMBURGER (Clara). Ueber einige parasitische Flagellaten. (*Verh. nat. med. ver. Heidelberg* N. F., T. XI, p. 211.)
1844. HAMMERSCHMIDT (C. E.). Neues Entozoon im Harn der Schlangen. (*Heller's Arch. f. phys. u. path. chem. und Mikrosk.*, p. 83.)
1907. HARTMANN (M.). Das System der Protozoen. (*Arch. Protistenk.* T. X, p. 139.)
1909. — Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. (*Ibid.*, T. XIV, p. 264.)
1911. — Ueber die Berechtigung der Flagellatenordnung « Binucleata » und der Gattung « *Prowazekia* ». (*Ibid.* T. XXIII, p. 141-44.)
1921. — Praktikum der Protozoologie. (*Iena*.)
1910. HARTMANN et CHAGAS. Estudos sobre Flagelados. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio-de-Janeiro*, T. II, p. 64.)
1910. HARTMANN et JOLLOS. Die Flagellatenordnung « Binucleata ». (*Arch. Protistenk.* T. XIX, p. 81.)
1918. HARTMANN et NÖLLER. Untersuchungen über die cytologie von *Trypanosoma Theileri*. (*Ibid.* T. XXXVIII, p. 355-375.)
1907. HARTMANN und PROWAZEK. Blepharoplast, caryosom und centrosom. Ein Beitrag zur Lehre von der Doppelkernigkeit der Zell. (*Ibid.* T. X, p. 306.)
1918. HAUGHWOUT. The tissus-invasive powers of the flagellated and ciliated Protozoa with especial reference to *Trichomonas intestinalis*. A critical review. (*Philippine. J. Sc. Manila*. Sect. B, T. XIII, p. 257.)
1896. HENNEGUY. Leçons sur la cellule (*Paris*).
1922. HEGNER (R.-W.). The effects of changes in diet on the incidence, distribution, and numbers of certain intestinal Protozoa of Frog and Toad tadpoles. (*J. Parasit. Urbana*. T. IX, p. 51.)
1923. — Nuclear division within the cyst of the human intestinal Protozoon, *Chilomastix Mesnili*. (*Am. Journ. of Hyg.* Baltimore. T. III, p. 349.)
1925. — *Trichomonas vaginalis* Donné. (*Ibid.* Vol. V, p. 302.)
1922. HEITZ (J.). Le phénomène de l'agglutination. (*Thèse de Pharmacie Nancy*.)
1910. HOELLING (A.). Die Kernverhältnisse von *Fusiformis termitidis*. (*Arch. Protistenk.* T. XIX, p. 238.)
1922. HOGUE (J.-M.). A study of *Trichomonas hominis*, its cultivation, its inoculation into animals and its staining reaction to vital dyes. (*John Hopkins Hosp. Bull.* Baltimore. T. XXXIII, p. 437.)
1922. HOLLANDE (A.-Ch.). *Herpetomonas leptotrypanoides* n. sp. Flagellé à corps hélicoïdal de l'intestin d'une Mouche (*Dioctria rufipes* Meig.). (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LXI, N. et R., p. 29-34.)

1904. JAHN. Myxomycetenstudien. III. Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwärmern von *Stemonitis flaccida* List. (Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft. T. XXII.)
1914. JAMES (W.-M.). A study on the *Entamoeba* of man in the Panama Canal zone. (Annals Trop. Med. a. Parasit. Vol. VIII, p. 133.)
1910. JANICKI. Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. Teil *Lophomonas blattarum*, *L. striata*. (Zeitsch. f. wiss. Zool. T. XCV, p. 243.)
1911. — Zur Kenntniss des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. (Biol. Centralbl. T. XXXI, p. 321.)
1915. — Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. II. Teil. Die Gattungen *Devescovina*, *Parajoenia*, *Stephanonympha*, *Calonympha*. Ueber den Parabasalapparat. Ueber Kernkonstitution und Kernteilung. (Zeitsch. f. wiss. Zool. T. CXII, p. 573.)
1918. JEPPE et DOBELL. *Dientamoeba fragilis* n. g., s. sp. a new intestinal *Amoeba* from man. (Parasitology. T. X, p. 352.)
1911. JOLLOS (V.). Studien über parasitischen Flagellaten. I. *Monocercomonas cetoniae* n. sp. (Arch. Protistenk. T. XXIII, p. 311.)
1924. JOYET-LAVERGNE (Ph.). L'appareil de Golgi dans les Schizozoïtes des Aggregatidés. (C. R. Soc. Biol. T. CX, p. 680.)
1925. — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. (Arch. Anat. microscop. T. XXII, p. 1-128.)
1904. KEYSELITZ (G.). Ueber *Trypanophis Grobbeni* (*Trypanosoma Grobbeni* Poche). (Arch. Protist. T. III, p. 367.)
1906. — Generations und Wirtswechsel von *Trypanoplasma Borreli*. (Ibid. T. VII, p. 1.)
1924. KIRBY (H.). Morphology and mitosis of *Dinenympha fimbriata* n. sp. (Univ. of Calif. Public. in Zool. Vol. XXVI, No 12, p. 199.)
1893. KLEBS. Flagellatenstudien. (Zeitsch. f. wiss. Zool. T. LV.)
1916. KOFOID (C.-A.). Biological and medical significance of the intestinal Flagellates. (Proc. Sect. Panamer. Sci. Cong. 1915-1916. T. X, p. 546.)
1920. — A critical review of the nomenclature of human intestinal Flagellates, *Cercomonas*, *Chilomastix*, *Trichomonas*, *Tetratrichomonas* and *Giardia*. (Univ. Calif. Public. Zool. T. XX, No 6, p. 145.)
1921. — A critical discussion of the chromidial formation of nuclei of autogamy and to the multiple division of polyenergic nuclei with special reference to the unity of heredity in the Protozoa and Metazoa. (Anat. Rec. T. XX, p. 223.)
- 1915 a. KOFOID et CHRISTIANSEN. On the life history of *Giardia*. (Proc. nation. Acad. Sc. Vol. I, p. 547.)
- 1915 b. — On binary and multiple fission in *Giardia muris* (Grassi). (Univ. Calif. Public. Zool. Vol. XVI, p. 30.)
1919. KOFOID, KORNHAUSER et SWEZY. Criteria for distinguishing the *Endamoeba* of amoebiasis from other organisms. (Arch. Int. Med. T. XXIV, p. 35.)
- 1915 a. KOFOID et SWEZY. Mitosis in *Trichomonas*. (Proc. nat. Aca. Sc. Vol. I, p. 315.)

- 1915 b. — Mitosis and multiple fission in Trichomonad Flagellates. (*Proc. amer. Acad. Arts. Sc.* Vol LI, p. 289.)
- 1919 a. — Flagellates affinities of *Trichonympha*. (*Proceed. nat. Acad. Sc. Washington* Vol. V, p. 9.)
- 1919 b. — Studies on the parasites of the Termites. I. On *Streblomastix strix* a polymastigote Flagellate with a linear plasmodial phase. (*Univ. of Calif. Public. in Zool.* Vol. XX, No 1.)
1920. — On the morphology and mitosis of *Chilomastix Mesnili* (Wenyon) a common Flagellate of the human intestine. (*Ibid.* Vol. XX, No 5.)
1923. — On the morphology and behavior of *Pentatrichomonas Ardin-Delteili* (Derrieu and Raynaud). (*Ibid.* Vol. XX, p. 373.)
1906. KOLTZOFF (N.-K.). Studien über die Gestalt der Zelle. I. (*Arch. f. Mikroskop. Anat.* Bd. LXVII, p. 364.)
1923. KOTLAN (A.). Zur Kenntniss der Darmflagellaten aus der Hausente und anderen Wasservögeln. (*Centralblatt f. Bakt. Abt. I T.* XC, p. 24.)
1914. KUCZYNSKI (M.-N.). Untersuchungen an Trichomonaden. (*Arch. Protistenk.* T. XXXIII, p. 119.)
1917. — Ueber die Teilung der Trypanosomenzelle nebst Bemerkungen zur Organisation einiger nahestehender Flagellaten. (*Ibid.* T. XXXVIII, p. 94.)
1918. — Ueber die Theilungsvorgänge verschiedener Trichomonaden und ihre Organisation im allgemeinen. (*Ibid.* T. XXXIX, p. 107.)
1926. KUDO (R.). Observations on *Lophomonas blattarum* a Flagellate inhabiting the colon of the cockroach *Blatta orientalis*. (*Ibid.* T. LIII, p. 191.)
1913. KUENEN et SWELLENGREBEL. Die Entamoeben des Menschen und ihre prakt. Bedeutung. (*Centralbl. für Bakt. Abt. I. Orig.*, T. LXXI, p. 378.)
1917. — Kurze Beschreibung einiger weniger bekannten Protozoen aus dem menschlichen Darm. (*Batavia Genesck. Tijdschri Ned. Ind.* Vol. LVII, p. 496.)
1912. KUHN et SCHUCKMANN. Cytologische studien an Trypanosomen. (*Zool. Jahrb. Supp.* 15, T. II, p. 329.)
- 1882 a. KUNSTLER (J.). Sur cinq Protozoaires nouveaux. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, T. XCV, p. 347.)
- 1882 b. — Contribution à l'étude des Flagellés. (Thèse, Lille et *Bull. Soc. Zool. France*, T. VII.)
- 1883 a. — Recherches sur les Infusoires parasites. Sur quinze Protozoaires nouveaux. (*Journ. de Micr.*, p. 583.)
- 1883 b. — Histoire naturelle des Infusoires parasites. Famille des Protéromonadidés. (*Ann. des Sc. naturelles de Bordeaux et du S.-O. Mém.* No 4, p. 45.)
- 1884 a. — *Bacterioidomonas sporifera* n. sp. (*Journal de Micr.* p. 376.)
- 1884 b. — *Trichomonas vaginalis* Donné. (*Ibid.* p. 317.)
1885. — Sur un être nouveau, le *Bacterioidomonas undulans*. (*Ibid.*, p. 92.)
1886. — Sur la structure des Flagellés. (*Ibid.*, p. 17 et p. 59.)
- 1889 a. — Recherches sur la morphologie des Flagellés. (*Bull. Sc. France et Belgique*, T. XX, p. 399.)
- 1889 b. — Sur un nouveau *Proteromonas*. (*C. R. Ac. Sc. T.* CIX, p. 578.)

1898. — Observations sur le *Trichomonas intestinalis* Leuckart. (*Bull. Sc. France et Belgique*. T. XXXI, p. 185.)
1917. LAVERAN (A.). Leishmanioses. (Paris, Masson, édit.)
1919. — Sur les variétés acentrosomiques artificielles des Trypanosomes. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLVIII, p. 749.)
1920. LAVERAN et FRANCHINI. Contribution à l'étude des Flagellés des Culicides, des Muscides, des Phlébotomes et de la Blatte orientale. (*Bull. Soc. Path. exotique*. T. XIII, p. 138.)
- 1901 a. LAVERAN et MESNIL. Sur la morphologie et la systématique des Flagellés à membrane ondulante (genres *Trypanosoma* Gruby et *Trichomonas* Donné). (*C. R. Ac. Sc.* T. CXXXIII, p. 131.)
- 1901 b. — Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur. (*C. R. Soc. biol.* T. LIII, p. 329.)
1912. — Trypanosomes et trypanosomiasés. (Paris, Masson édit.)
1921. LAVIER (G.). Flagellés parasites intestinaux du Campagnol indigène, *Microtus arvalis* Pallas. (*Bull. Soc. Path. exot.* T. XIV.)
1923. — Sur la fonction du corps parabasal de *Giardia*. (*Ann. Parasit.* T. I, p. 342.)
- 1904 a. LÉGER (L.). Protozoaires parasites des Vipères. (*Bull. mens. de l'Ass. fr. p. l'av. des Sciences*. N° 9, p. 268.)
- 1904 b. — La reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus*. (*Arch. f. Protistenk.* T. III, p. 303.)
1905. — Sur la présence d'un *Trypanoplasma* intestinal chez les Poissons. (*C. R. Soc. Biol.* T. LVIII, p. 511.)
1914. — Sur un nouveau Protiste du genre *Dermocystidium* parasite de la Truite. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLVIII.)
1910. LÉGER et DUBOSCQ. *Selenococcidium intermedium* Lég. et Dub. et la systématique des Sporozoaires. (*Arch. zool. exp. et gén.* [5]. T. V, p. 187.)
- 1850-51. LEIDY (J.). Two new species of infusorial Entozoa. (*Proc. Acad. nat. Sc. of Philadelphia*. Vol. V, p. 100.)
1856. — A synopsis of Entozoa and some of their ectocongeners observed by the author. (*Ibid.* Vol. VIII, p. 42.)
1879. — Fresh water Rhizopods of North america (*U. S. Geological Survey of the Territoires*. Vol. XII.)
1921. LEIVA. Observations on *Chilomastix intestinalis* Kuczyns. (*J. of Parasitology Urbana*. Vol. VIII, p. 49.)
1913. LEMMERMANN. Notizen ueber Flagellaten. (*Arch. Hydrobiol. Planktonk.* T. VIII, p. 555.)
1914. — Pantostomatinae, Protomastiginae, Distomatinae (in « die Susswasser-Flora, Deutschlands Osterreichs un der Schweiz », Heft I. Iena.)
1922. LICHTENSTEIN (S.). Agglutination bei Algen, Hefen und Flagellaten. Zur Frage des Mechanismus der Zellreaktion. (*Sitz-Ber. Akad. Wiss. Berlin physik-math. Kl.*, p. 127.)
1916. LOW (G.). Two chronic amoebic dysentery carriers treated by emetine with some remark on the treatment of *Lamblia*, *Blastocystis* and *Ent. coli* infections. (*Journ. trop. Med. and Hyg.* Vol. XIX, p. 29.)

1923. LUELMO (C. DE). Algunas observaciones sobre el aparato de Golgi en la plan-
tula del garbanzo (*Bol. real. Soc. hist. nat. España*. T. XXIII p. 34.)
1916. LYNCH (K.-M.). Dauerformsformation of *Trichomonas intestinalis*. (*Journ. of Parasit.* Vol. III, p. 28.)
- 1922 a. — *Blastocystis* species in culture : (a preliminary communication). (*Amer. J. trop. Med.* Vol. II, p. 215.)
- 1922 b. — Cultivation of *Blastocystis* and determination of species. (*Ibid.* Vol. II, p. 539.)
- 1922 c. — *Tricercomonas intestinalis* and *Enteromonas caviae* n. sp. and their Growth in Culture. (*Jour. of Parasit.* Vol. IX, p. 29.)
1924. — Notes on the natural and cultural growth of certain intestinal Flagellates. (*Amer. J. trop. Med.* T. IV, p. 537.)
1925. LWOFF (A.). Croissance hypertrophique division multiple et constitution de la cinétide de *Leishmania Donovanii* Lav. et Mesn. type *infantum*. (*C. R. Soc. Biol.*, T. XCII, p. 160.)
1910. MAC CLENDON. On the dynamics of cell division. (*Arch. f. Entw. mech.* T. XXXI, p. 80.)
1913. — The laws of surface tension and their applicability to living cells and cell-division. (*Ibid.* T. XXXVII, p. 233.)
1915. MAC CULLOCH (IRÈNE). An outline of the morphology and life history of *Cri-
thidia leptocoridis* sp. nov. (*Univ. of California Public. Zool.* Vol. XVI, p. 1-22.)
1917. — *Criithidia euryophthalmi* sp. n. from the Hemipteran Bug *Euryophthalmus
convivus* Stal. (*Ibid.* Vol. XVIII, p. 75.)
1919. — A comparison of the life-cycle of *Criithidia* with that of *Trypanosoma* in
the Invertebrate Host. (*Ibid.* Vol. XIX, p. 135.)
- 1910 a. MACKINNON (DORIS, L.). New Protist parasites from the intestine of Tri-
choptera. (*Parasitology.* Vol. III, p. 245.)
- 1910 b. — Herpetomonads from the alimentary tract of certain Dungflies. (*Ibid.*
Vol. III, p. 268.)
1911. — On some more Protozoan parasites from Trichoptera. (*Ibid.* Vol. IV, p. 28.)
1912. — Protiste parasitic in the larva of the Crane-fly, *Tipula* sp. (*Ibid.* Vol. V,
p. 175.)
- 1913 a. — Studies on parasitic Protozoa. I. The Flagellate *Polymastix* and its affi-
nities with the Trichonymphidae. (*Quart. Jour. of micros. Sc.* T. LIX,
p. 297.)
- 1913 b. — Studies on parasitic Protozoa. II. a) The encystement of *Rhizomastix
gracilis* Alexeieff; b) *Tetratrichomastix Parisii* n. sub. gen. n. sp. (*Ibid.*,
T. LIX, p. 459.)
1915. — Studies on parasitic Protozoa. III a) Notes on the Flagellate *Embado-
monas*; b) The multiplication cysts of a Trichomastigine. (*Ibid.* T. LXI,
p. 105.)
1908. MANTEUFEL. Untersuchungen ueber spezifische Agglomeration und komple-
mentbildung bei Trypanosomen und Spirochaeten. (*Arb. a. d. kaiser.
Gesundheitsamt Berlin* T. XXVIII, p. 172.)

1910. MARTIN (C.-H.). Observations on *Trypanoplasma congeri*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.* T. LV, p. 485.)
1912. — A note on the Protozoa from sick soils with some account of the life cycle of a Flagellate monad: (*Proceed. roy. Soc. London. Ser. B*, Vol. LXXXV, p. 393.)
1913. — Some remarks on the behavior of the kintetonucleus in the division of Flagellates; with a note on *Prowazekia terricola* a new Flagellate from sick soil. (*Zool. Anz. T.* XLI, p. 452.)
1911. MARTIN (C.-H.) and MURIEL ROBERTSON. Further observations on the caecal parasites of Fowls with some reference to the rectal fauna of other Vertebrates. (*Quart. Journ. Micr. Sc. T.* LVII, p. 53.)
1920. MASSART (J.). Recherches sur les organismes inférieurs. VIII. Sur la motilité des Flagellés. (*Bull. Acad. roy. Bel. Bruxelles*, p. 116.)
1913. MATHIS. Recherches des kystes d'Amibes dans les selles de l'Homme. (*Bull. Soc. Med. Chirurg. de l'Indochine. T.* IV, p. 334.)
1912. MATTES (W.). Agglutinationserscheinungen bei Trypanosomen. (*Centralbl. f. Bakteriolog. Orig. I, T.* LXV, p. 554.)
1923. MATTHEY (R.). Contribution à l'étude de *Trypanoplasma heliciis* Leidy. (*Revue suisse de Zool. Vol.* XXX, p. 425.)
1920. MAYER. Zur Cystenbildung von *Trichomonas muris*. (*Arch. Protist. T.* XL, p. 290.)
1922. MELLO (DE) FROILANO. Sur la cytologie d'un *Eutrichomastix* de l'intestin de *Calotes versicolor* Daudin. (*C. R. Soc. Biol. T.* LXXXVII, p. 1036.)
- 1923 a. MELLO (DE), RIBEIRO et SOUSA. Nouvelles recherches sur la cytologie des *Eutrichomastix*. (*Ibid. T.* LXXXVIII, p. 317.)
- 1923 b. — L'enkystement de Flagellés du genre *Eutrichomastix*. (*Ibid. T.* LXXXVIII, p. 1327.)
1915. MESNIL (F.). A propos du Flagellé nouveau décrit par MM. Derrieu et Raynaud (*Pentatrichomonas*=*Hexamastix* D. et R. nec Alexeieff). (*Bull. Soc. Path. exot. T.* VIII, p. 574.)
1918. MEVES (F.). Zur Kenntniss des Baues pflanzlicher Spermien. (*Arch. für mikrosk. Anat. T.* XCI, p. 272.)
1911. MICHAELIS (L.). Die Säureagglutination von Typhus bacillen. (*Deutsche med. Wochenschr. p.* 969.)
1912. MINCHIN et THOMSON. The Rat-trypanosome, *Trypanosoma Lewisi*, in its relations to the Rat-flea, *Ceratophyllus fasciatus*. (*Quart. Journ. micros. Sc. T.* LX, p. 463.)
1907. MOORE et BREINLE. The cytology of the Trypanosomes. (*Ann. of trop. Med. and Parasit. T.* I, p. 441.)
1913. MORAL (H.). Ueber das Auftreten von *Dermocystidium pusula* Pérez. (*Arch. für mikrosk. Anat. T.* LXXXI, p. 381.)
1924. NASSONOV (D.). Der excretionsapparat (kontraktile vacuole) der Protozoa als Homologon des Golgischen apparats der Metazoazellen. (*Arch. für mikros. Anat. und Arch. für Entwick. mech. T.* 103.)

1925. — Zur Frage über den Bau über die Bedeutung des Lipoiden Exkretions apparatus bei Protozoa. (*Zeitsch. für Zellforsch. und mikro. Anat.* T. II, p. 87.)
1902. NEUFELD. Ueber die Agglutination der Pneumokokken und über die Theorien der Agglutination. (*Zeitschr. für Hygiene* T. XL, p. 54.)
1898. NICOLE (Ch.). Recherches sur la substance agglutinée. (*Ann. Inst. Past.* T. XII, p. 161.)
1909. NÖC. Observations sur le cycle évolutif de *Lamblia intestinalis*. (*Bull. Soc. Path. exot.* Vol II, p. 93.)
1926. PARAT. Sur la constitution de l'appareil de Golgi et de l'idiozome; vrais et faux dictyosomes. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXII, p. 808.)
1926. PARAT et GAMBIER. L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles du Discoglosse et du Cobaye. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIV, p. 748.)
1926. PARAT et PAINLEVÉ. L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles d'*Helix* et des autres Pulmonés. (*Ibid.* T. XCIV, p. 745.)
1910. PARISI (B.). Su alcuni Flagellati endoparassiti. (*Arch. Protistenk.* T. XIX, p. 232.)
1916. PASCHER (A.). Undulierende Saumgeisseln bei einer grünen Flagellate. (*Ibid.* T. XXXVII, p. 191.)
1902. PÉNARD (E.). Faune rhizopodique du bassin du Léman (Genève).
1909. — Sur quelques Mastigamibes des environs de Genève. (*Rev. Suisse de Zool.* T. XVII, p. 405.)
1913. PÉREZ (Ch.). *Dermocystidium pusula* parasite de la peau des Tritons. (*Arch. Zool. gén. et exp.* T. LII, p. 343.)
1910. PERRONCITO (A.). Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatozoïques. Le phénomène de la dictyokinèse. (*Arch. ital. de Biol.* T. LIV, p. 307.)
1899. PLENCE (H.). Ueber die Verbindung zwischen Geissel und Kern usw. (*Verhandl. nat. med. Ver. Heidelberg.* T. VI.)
1912. PLIMMER (F.-G.). The president's address: on certain blood parasites. (*Journ. of Roy. Micros. Soc.*, p. 133.)
1926. POISSON (R.). Les éléments cytoplasmiques figurés et leur évolution au cours de la spermatogénèse chez *Notonecta maculata*. (*C. R. Soc. Biol.*, T. XCIV, p. 562.)
1905. POLICARD. Sur les formations mitochondriales du rein des Vertébrés. (*Ibid.*, T. LIX, p. 380.)
1909. — Sur la structure des mitochondries (*Ibid.* T. LXVI, p. 100.)
1897. PORTER (J.-F.). *Trichonympha* and other parasites of *Termes flavipes*. (*Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College.* T. XXXI, p. 47.)
- 1912-13. PRENANT (A.). Les appareils ciliés et leurs dérivés. (*Jour. de l'Anat. et de la Physiol.*)
1903. PROWAZEK (S.). Flagellatenstudien. (*Arch. Protistenk.* T. XXI.)
1904. — Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. (*Arch. K. Gesundheitssamt.* T. XXI, p. 1.)

1905. — Studien ueber Säugetiertrypanosomen. (*Ibid.* T. XXII, p. 151.)
1908. — Studien ueber biologie der Zellen. (*Biol. Centralbl.* T. XXVIII, p. 352.)
- 1909 a. — Zysten von *Bodo lacertae*. Entgegnung zu dem Artikel « Some remarks upon the autogamy of *Bodo lacertae* (Grassi) » von C. Dobell d. Zeitschrift XXVIII, Bd, p. 548. (*Ibid.* T. XXIX, p. 27.)
- 1909 b. — Bemerkungen zu der « autogamy » von *Bodo lacertae*. (*Ibid.* Bd. XXIX, p. 554.)
1911. — Zur Kenntniss der Flagellaten des Darmtrakts. (*Arch. Protistenk.* T. XXIII, p. 96.)
1912. — Beiträge zur Kenntniss der Protozoen und verwandter Organismen von Sumatra (Deli). 2. Darmflagellaten. (*Ibid.* T. XXVI, p. 253.)
- 1913 a. — Zur Parasitologie von Westafrika. (*Centralbl. f. Bakt.* Abt. I, Orig. T. LXX, p. 32.)
- 1913 b. — Studien zur Biologie der Protozoen. (*Arch. f. Protistenk.* T. XXXI, p. 47.)
1914. — Zur kenntniss der sog. Flagellaten. (*Arch. Schiffs-trop-hyg.* T. XVIII, p. 155.)
1915. — Zur Morphologie und Biologie von *Colpidium colpoda*. (*Arch. f. Protistenk.* T. XXXVI, p. 72.)
1925. RABAUD (Et.). Les phénomènes de convergence en biologie. (Supplément VII au *Bull. biol. France-Belgique*.)
1925. RAU, BRAMBELL et B. GATENBY. Observations on the Golgi bodies in the living cell. (*Proceed. roy. Society London*, Serie B, Vol. CXVII, p. 400.)
1920. REICHENOV (B.). *Eutrichomastix lacertae* im Blut und in blutsaugenden Milben. (*Centralbl. Bakt.* Abt. I. Orig. T. LXXXIV, p. 466.)
1921. REULING. Zur morphologie von *Trichomonas vaginalis* Donné. (*Arch. Protistk.* T. XLII, p. 347.)
1909. ROBERTSON (T.-B.). Note on the chemical mechanics of cell-division. (*Arch. für Entw. mech.* T. XXVII, p. 29.)
1910. ROBERTSON et MINCHIN. The division of the Collar cells of *Clathrina coriacea* (*Quart. Journ. microsc. Sc.* Vol LV.)
1909. ROSENBUSCH (F.). Trypanosomenstudien. (*Arch. f. Protistk.* T. XV, p. 263.)
1922. ROSKINE (Gr.). Ueber den Bau von Kontraktilen Elementen und Stutzsubstanz bei einigen Protozoen. (*Arch. russes de Protist.* T. I.)
- 1923 a. — Zur Frage über den Bau der Geisseln. (*Ibid.* T. II.)
- 1923 b. — *Trypanoplasma Dalhi* Möb. (*Ibid.* T. II.)
1923. ROUDSKY (D.). Sur les Trypanosomes, Mémoires posthumes. (*Publication de l'Institut Pasteur et de la Société de Biol.*, Paris.)
- 1880-82. SAVILLE-KENT (W.). A manual of the Infusoria (London.)
1903. SCHAUDINN (F.). Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. (*Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt.* T. XIX, p. 597.)
1904. — Generation und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaeta. (*Ibid.* T. XX, p. 387.)
1911. SCHERN (K.). Ueber die Wirkung von Serum und Leberextrakten auf Trypanosomen. (*Ibid.* T. XXXVIII, p. 338.)

1922. SCHINDERA (M.). Beiträge zur Biologie, Agglomeration und Zuchtung von *Trypanoplasma heliciis* Leidy. (*Arch. Protistk.* T. XLV, p. 200.)
1875. SCHULZE (F.-E.). Rhizopodienstudien. (*Arch. f. mikrosk. Anat.* T. V.)
1898. SCHUSTER (H.-J.). On a new Flagellate Protozoon of the genus *Lophomonas*. (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 242.)
1915. SCOTT-MACFIE. A case of Dysentery in a Monkey, in which Amoebae and Spirochaetes were found. (*Ann. trop. Med. and Parasit.* Vol. IX, p. 507.)
1900. SENN (F.). Flagellata (in ENGLER u. PRANTL *Natürlichen Pflanzenfamilien*. T. I, fasc. 1, p. 93.)
1902. — Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den Flagellaten Blutparasiten. (*Arch. f. Protistenk.* T. I, p. 344.)
1916. SHIPLEY (P.-G.). The vital staining of mitochondria in *Trypanosoma Lewisi* with Janus green. (*Anat. Rec.* T. X, p. 439.)
- 1918 a. SPEK (J.). Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. (*Arch. f. Ent. mech.* T. XLIV, p. 5.)
- 1918 b. — Die amöboiden Bewegungen und Stromungen in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne. (*Ibid.* T. XLIV, p. 217.)
1902. STILES. The type species of certain genera of parasitic Flagellates, particularly Grassi's genera of 1879 and 81. (*Zool. Anz.* T. XXV, p. 689.)
- 1917 a. SWELLENGREBEL. Ueber die Cystenbildung des *Chilomastix Mesnili*. (*Arch. Protistk.* T. XXXVIII, p. 89.)
- 1917 b. — Observations on *Blastocystis hominis*. (*Parasitology.* T. IX, p. 451.)
1915. SWEZY (Olive). On a new Trichomonad Flagellate, *Trichomitus parvus* from the intestine of Amphibians. (*Univ. of California Publ. Zool.* T. XVI, p. 89.)
- 1916 a. — The genera *Monocercomonas* and *Polymastix*. (*Ibid.* T. XVI, p. 127.)
- 1916 b. — The kintetonucleus of Flagellates and the binuclear theory of Hartmann. (*Ibid.* T. XVI.)
1923. TERBY (J.). L'origine du blépharoplaste chez le *Plasmodiophora brassicae*. (*Bull. Soc. Roy. de Botanique de Belgique*, T. LVI, Fasc. 1.)
1911. ULEHLA (V.). Die Stellung der Gattung *Cyathomonas* From. in System der Flagellaten. (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. XXIX, p. 284.)
1900. WAGER (H.). On the eye-spot and flagellum in *Euglena viridis*. (*Journ. Linn. Soc. London. Zool.* Vol. XXVII, p. 463.)
1921. WENRICH (D.-H.). The structure and division of *Trichomonas muris* (Hartmann). (*Journ. of Morphol.* Vol. XXXVI, p. 119.)
1907. WENYON. Observations on the Protozoa in the intestine of Mice. (*Arch. f. Protistk.* Supp. I, p. 169.)
1910. — A new Flagellate (*Macrostoma Mesnili* n. sp.) from the human intestine with some remarks on the supposed cysts of *Trichomonas*. (*Parasitology.* Vol. III, p. 210.)
1915. — Observations on the common intestinal Protozoa of Man, their diagnosis and pathogenicity. (*Lancet.* T. II, p. 1173.)
1920. — Observations on the intestinal Protozoa of three egyptian Lizards, with a note on a cell-invading Fungus. (*Parasitology.* Vol. XII, p. 350.)

1917. WENYON and O'CONNOR. An inquiry into some problems affecting the spread and incidence of intestinal Protozoan infections of British troops and natives in Egypt, with special reference to the carrier question, diagnosis and treatment, of amoebic dysentery and an account of three new human intestinal Protozoa. (*Journ. roy. Army med. corps*. T. XXVIII.)
1910. WERBITZKI. Ueber blepharoblastlose Trypanosomen. (*Centralbl. f. Bakt.* T. LIII, Abt. I, Orig. p. 303.)
1911. WHITMORE (E.-R.). *Prowazekia asiatica* (syn. *Bodo astiaticus* Castellani und Chalmers). (*Arch. f. Protistk.* T. XXII, p. 370.)
1924. WOERDEMAN (W.). Observations de coloration vitale des Protozoaires par le vert Janus. (*Arch. néerl. Sc. exact. nat.* [3]. C. T. IX, p. 409.)
1916. WOODCOCK. Observations on coprozoic Flagellates ; together with a suggestion as to the signifiçance of the kintonucleus in the Binucleata. (*London. Phil. trans. Roy. soc. B.* Vol. CCVII, p. 375.)
1921. — Notes on coprozoic Flagellates. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, N. et R. T. LX, p. 11.)
1923. YAKIMOFF (W.). Protistologische Beobachtungen. (*Archives russes de Protistologie*, T. II.)
1922. YAKIMOFF et MILLER. Les Protozoaires de l'intestin de l'Homme en dehors de l'organisme de l'Homme. L'examen de l'intestin de *Periplaneta orientalis*. (*Bull. Soc. Path. exot.* T. XV, p. 8.)
1891. ZOJA (L. et R.). Intorno ai plastiduli fucsinoïli (Bioblasti de l'Altmann). (*Mem. del. R. Instit. Lomb. di Sc. e Lett. Cl. d. Sc.* 3^a ser., Vol. VII.)
1925. ZUELZER (M.). Die Spirochaeten. (*Handbuch der Pathogenen Protozoen*. T. III, J.-A. Barth, Leipzig, édit.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures ne portant pas de mention spéciale sont grossies 3.000 fois.

H.	= Hématoxyline.
E.	= Eosine.
Pr.	= Triple coloration de Prenant.
Vap. os.	= Fixation par notre méthode aux vapeurs osmiques.
Bo.	= Liquide de Bouin.
Bo. U.	= Bouin à l'urée.
Bo. Dub.	= Bouin alcoolique, formule Duboscq.
Sch.	= Liquide de Schaudinn.
Dub.	= Mélange bichromate, acide chromique, sublimé formule Duboscq.
Sub. Trl.	= Sublimé à saturation, acide trichloracétique.
Fl.	= Liquide de Flemming d'après notre formule.

PLANCHE VIII

PROTEROMONAS LONGIFILA et PROTEROMONAS LACERTAE (d'après le vivant)

FIG. 1. *P. longifila* de la Salamandre ; enroulement hélicoïdal du flagelle antérieur (le trait représentant le flagelle a été épaissi, par endroits, pour reproduire plus clairement la torsion).

- FIG. 2. *P. lacertae* du Gecko, flagelle antérieur rectiligne avec extrémité libre vibrante.
 FIG. 3. *P. lacertae*, flagelle antérieur légèrement flexueux, flagelle postérieur enroulé autour du corps.
 FIG. 4, 5, 6. *P. lacertae*, segmentation d'un pseudo-kyste binucléé. 4, 16 h. 50 ; 5, 17 h. 10 ; 6, 17 h. 40.
 FIG. 7 et 8. *P. lacertae* sortant d'un pseudo-kyste binucléé.
 FIG. 9. Blatuloïde à 32 éléments ; 14 visibles dans l'hémisphère représenté.
 FIG. 10. Pseudo-kyste à éléments isolés, ovoïdes et porteurs, pour la plupart, de flagelles.
 FIG. 11. Pseudo-kyste contenant 16 Flagellés. $\times 2500$.
 FIG. 12. Pseudo-kystes ayant perdu presque tous ses occupants et contenant une masse cytoplasmique à deux noyaux.
 FIG. 13 à 19. Formes d'involution obtenues dans des milieux légèrement hypertoniques. 13 à 18. *P. longifila* ; 19. *P. lacertae*.

PLANCHE IX

PROTEROMONAS LACERTAE et *PROTEROMONAS LONGIFILA*
 (Tous colorés H. E.)

- FIG. 20 à 23. Trophozoïtes de *P. lacertae* (*Zootoca vivipara*) montrant divers détails structuraux. Vap. os., Fl.
 FIG. 24 à 27. Trophozoïtes de *P. lacertae* (*Lacerta muralis*) dont l'appareil parabasal s'attache directement sur les blépharoplastes. Vap. os.
 FIG. 28. Trophozoïte de *P. lacertae* (*L. muralis*) avec parabasal contenant des blocs chromatiques. Vap. os.
 FIG. 29 et 31 à 33. *P. longifila* de Salamandre avec grains frontaux. Vap. os.
 FIG. 30. *P. lacertae* de *L. viridis* avec trois paracentrosomes dont l'un très petit. Vap. os., Fl.
 FIG. 34 et 35. *P. longifila* avec trois gros paracentrosomes. Vap. os. Fl.
 FIG. 36. *P. lacertae* var. *tarentolae* avec paracentrosome en entonnoir et très long appareil parabasal rubanné. Vap. os.
 FIG. 37, 40 et 41. *P. lacertae* var. *tarentolae* montrant l'appareil parabasal sous divers états. Vap. os.
 FIG. 38. *P. lacertae* de *L. muralis* avec appareil parabasal portant des expansions en forme de larmes. Vap. os.
 FIG. 39. *P. longifila* montrant un appareil parabasal hétérogène. Vap. os.
 FIG. 42. *P. lacertae* var. *tarentolae* avec parabasal granuleux. Vap. os.
 FIG. 44. *P. longifila* avec blépharoplastes séparés et quatre flagelles. Ac. os., Bo. U.
 FIG. 45 et 46. *P. longifila* en prophase. Ac. os., Bo. U.
 FIG. 47. *P. lacertae* de *L. muralis* en prophase. Vap. os.
 FIG. 48. *P. longifila* montrant la blépharodesmose. Ac. os., Bo. U.
 FIG. 49. *P. lacertae* de *L. muralis* montrant la blépharodesmose. Vap. os.
 FIG. 50 et 51. *P. longifila* écartement des centrosomes, début de la métaphase. Ac. Os., Bo. U.
 FIG. 52. *P. longifila* métaphase. Ac. os., Bo. U.
 FIG. 53. *P. longifila* anaphase. Ac. os., Bo. U.
 FIG. 54 à 57. *P. longifila* télophase et plasmotomie. Ac. os., Bo. U.
 FIG. 58. *P. lacertae* de *L. muralis*. Télophase. Vap. os.
 FIG. 59. *P. lacertae* de *L. muralis*. Fin de la plasmotomie. Vap. os.
 FIG. 60. *P. lacertae* de *L. muralis*. Individu sortant de division. Vap. os.

PLANCHE X

PROTEROMONAS LACERTAE var. *TARENTOLAE*
 (Les figures 64 et 74 se rapportent à *P. longifila*. Vap. os., H.)

- FIG. 61 à 63. Transformation du trophozoïte en pseudo-kyste.
 FIG. 64. Pseudo-kyste avec grains frontaux.
 FIG. 65. Ps. avec centrosome et calotte paranucléaire.
 FIG. 66 à 69. Ps. à un noyau montrant les enclaves cytoplasmiques.
 FIG. 70 et 71. La division nucléaire dans le pseudo-kyste.
 FIG. 72 et 73. Pseudo-kystes binucléés.
 FIG. 74. Ps. binucléé de *Proteromonas longifila*.
 FIG. 75. Grand pseudo-kyste dont les noyaux se sont divisés ou sont en cours de division.
 FIG. 76 à 78. Pseudo-kystes quadrinucléés montrant les dispositions les plus habituelles du réseau parabasal (78 présente un début de segmentation).
 FIG. 79. Grand pseudo-kyste à huit noyaux.
 FIG. 80. Enroulement en hélice du cordon parabasal autour d'un noyau ; en avant et en bas, on voit le paracentrosome. $\times 3500$.
 FIG. 81. Formation de trois pseudo-kystes secondaires.
 FIG. 82. Pseudo-kystes secondaires séparés par une mince cloison de néoformation.
 FIG. 83. Ps. à huit noyaux avec une profonde scissure médiane.

FIG. 84 à 87. Clivage d'un pseudo-kyste binucléé.

FIG. 88. Pseudo-kyste contenant deux individus flagellés. Dans l'un, le flagelle part directement du centrosome appliqué contre le noyau.

PLANCHE XI

PROTEROMONAS LACERTAE var. *TARENTOLAE* et *BLASTOCYSTIS ENTEROCOLA*
(Coloration H. E.)

FIG. 89 à 91. Segmentation de pseudo-kystes à 4 et 5 noyaux. Vap. os.

FIG. 92. Pseudo-kyste à 16 noyaux en cours de segmentation, on voit les saillies cytoplasmiques internes en face de chaque noyau. Vap. os. × 2500.

FIG. 93. Pseudo-kyste à 8 noyaux avec incisions très profondes. Vap. os.

FIG. 94. Pseudo-kyste plein de Flagellés dont le système basilaire et les flagelles sont à divers stades de développement. Vap. os. × 2500.

FIG. 95. Appareil parabasal formant une sorte de suspenseur autour d'un noyau. Vap. os. × 3500.

FIG. 96, 97, 99. Flagellés provenant de pseudo-kystes; leur système basilaire n'a pas la structure définitive. Vap. os.

FIG. 98. Pseudo-kyste à un noyau avec appareil parabasal arrivant au contact du centrosome. Vap. os.

FIG. 100 et 101. Flagellés venant de sortir du pseudo-kyste. Vap. os.

FIG. 102 à 104. Kystes de résistance (102 et 104 *P. lacertae* de *L. muralis*). Fl.

FIG. 105. Aspect classique d'un *Blastocystis enterocola* du Gecko. Vap. os.

FIG. 106. Kystoïde, à deux noyaux, de la Blatte. Sch.

FIG. 107. Kystoïde montrant différentes zones dans le corps interne (Gecko). Vap. os.

FIG. 108 et 109. Kystoïdes à 4 et 3 noyaux en voie de découpage (*Bufo vulgaris*) Sub. tri.

FIG. 110. Grand Kystoïde à cinq noyaux (Gecko). Vap. os.

FIG. 111. Kystoïde de forme irrégulière contenant huit noyaux (Gecko). Vap. os.

FIG. 112. Début de la sporulation, multiplication nucléaire (Gecko). Vap. os.

FIG. 113. *Blastocystis* dont la masse interne est réorbée (*Bufo vulgaris*). Sch.

FIG. 114. Découpage en îlots cytoplasmiques (*B. vulgaris*). Sch.

PLANCHE XII

BLASTOCYSTIS ENTEROCOLA du *BUFO VULGARIS*
(Fixation au Sch., coloration H. E.)

FIG. 115. Découpage en éléments à un noyau.

FIG. 116 et 117. Grand individu montrant les noyaux rassemblés en groupes et les différentes parties de la masse interne. × 2500.

FIG. 118. Individu plein de spores. × 2500.

FIG. 119. Séparation de deux spores.

FIG. 120. Spores.

FIG. 121. Développement (?) d'une spore.

PLANCHE XIII

TETRAMASTIX BUFONIS

(Toutes les figures se rapportent à des individus pris dans *Molge palmata*, à l'exception des figures 122 et 123 qui représentent des individus provenant de *Molge aspera* et de *Bombinator pachypus*. Coloration H. E.)

FIG. 122. Trophozoïte avec appareil parabasal s'insérant sur le blépharoplaste inférieur. Vap. os. Fl.

FIG. 123 à 127. Trophozoïtes. Vap. os.

FIG. 128 à 140. Individus montrant la structure du parabasal et le rejet de substance chromophobe. Vap. os.

FIG. 141. Début de la division, blépharodesmose très nette, chromosomes individualisés. Fl.

FIG. 142. Noyaux en prophase. Fl.

FIG. 143. Anaphase. Fl.

FIG. 144 et 145. Télophase. Fl.

FIG. 146. Début de la plasmotomie. Fl.

FIG. 147 à 149. Division du corps énigmatique. Vap. os.

FIG. 150 à 153. Kystes de résistance. Fl.

MONOCHROMONAS MELOLONTHAE de *CETONIA AURATA*
(Fixation au Bo. Dub., coloration H. E.)

FIG. 154 à 155. Petits individus à gros noyau.

FIG. 156. Dimorphisme des blépharoplastes.

FIG. 157. Individu à axostyle saillant.

FIG. 158 et 159. Individus avec une forte blépharodesmose.

FIG. 160. Trophozoïte de grande taille dont l'axostyle saille légèrement.

PLANCHE XIV

MONOCERCOMONAS MELOLONTHAE

(Coloration H. E.)

- FIG. 161. Grand trophozoïte avec appareil parabasal altéré. *Cetonia aurata*. Bo. U.
 FIG. 162 et 173. Division. *Cetonia aurata*. Bo. U.
 FIG. 163 et 164. Blépharoplastes dissociés. *Dorcus parallelepipedus*. Vap. os. Fl.
 FIG. 165 et 174. — Individus binucléés avec appareil flagellaire normal. *Cetonia aurata*. 174, *Oryctes* sp.
 FIG. 166, 168 à 171. Individus avec appareil parabasal mis en évidence. *Oryctes* sp. Vap. os. Fl.
 FIG. 167. Somatelle (?) avec un seul appareil flagellaire. *Cetonia aurata*.
 FIG. 172. Kyste avec parabasal. *Oryctes* sp. Vap. os. Fl.

MONOCERCOMONAS MELOLONTHAE var. TIPULAE

- FIG. 175 à 177. Stades jeunes. *Ctenophora elegans* MEIGEN. Vap. Os. Dub.
 FIG. 178. Trophozoïte avec appareil parabasal. *Tipula* sp. Vap. os.

MONOCERCOMONAS ORTHOPTERORUM de BLATTA ORIENTALIS

(Fixation Vap. os. Fl., Coloration H.)

- FIG. 179 à 187 et 189. Divers stades montrant la structure.
 FIG. 188 et 192. Individus avec forte blépharodesmose.
 FIG. 190. Division longitudinale du parabasal.
 FIG. 191. Individu avec flagelle trainant adhérent au corps.
 FIG. 193 à 196. Formes *Eutrichomastix*.
 FIG. 197. Individu porteur de Bactéries.
 FIG. 198. Kyste.

PLANCHE XV

POLYMASTIX MELOLONTHAE

(Coloration H. E.)

- FIG. 199 et 200. Trophozoïtes typiques. Larve de *Rhizotrogus* sp. Fl.
 FIG. 201 et 204. Individus à extrémité postérieure incisée. Larve de *Rhizotrogus* sp. Fl.
 FIG. 202. Individu recouvert de *Fusiformis melolonthae* courts. Larve de Tipule. Fl.
 FIG. 203. Forme aciculée. Larve de Tipule. Vap. Os. Bo.
 FIG. 205. Individu porteur de *Fusiformis grandis*. Larve de Tipule. Vap. os. Bo.
 FIG. 206. Appareil parabasal ou axostyle fixé à l'un des blépharoplastes par un fin filament. Larve de *Rhizotrogus* sp. Fl.
 FIG. 207. Individu bourré de sphérules éosinophiles. Larve de *Rhizotrogus* sp. Fl.
 FIG. 208. Les deux espèces de *Fusiformis* coexistant sur le même individu. Larve de Tipule. Vap. os. Bo. U.
 FIG. 209 et 212. *Fusiformis* se décollant. Larve de Tipule. Bo.
 FIG. 210. Forme binucléée avec un seul appareil flagellaire. Larve de *Rhizotrogus* sp. Vap. Os. Bo. U.
 FIG. 211. Télaphase. Quatre flagelles à chaque extrémité. Larve de Tipule. Vap. Os. Bo. U.
 FIG. 213. Individu porteur de quelques Schizophytes. Larve de Tipule. Vap. Os. Bo. U.
 FIG. 214. Individu de petite taille avec trois *Fusiformis melolonthae* en division. Larve de *Rhizotrogus*. Vap. Os. Bo. U.
 FIG. 215. Rhizoplastes chez le *Polymastix* des larves de Tipules. Bo.
 FIG. 216. Longs Schizophytes flexueux sur le *Polymastix* des larves de Tipules. Bo.

POLYMASTIX LEGERI

- FIG. 217 à 220. Trophozoïtes porteurs de *Fusiformis Legeri*. Dans la figure 220, les Schizophytes n'ont pas été représentés. *Glomeris marginata*. Vap. os.

LOPHOMONAS STRIATA

- FIG. 221 et 222. Trophozoïtes couverts de *Fusiformis lophomonadis*. On voit en arrière du noyau l'amas de bâtonnets grêles, faiblement colorés. Sch. H. × 2500.
 FIG. 223. *Fusiformis lophomonadis*. Bo. Giemsa.
 FIG. 224. Début de l'enkystement avec chute des Schizophytes. Sch. H., E.
 FIG. 225 et 226. Kystes contenant des *Fusiformis*. Sch. H.

PLANCHE XVI

TRICHOMONAS BATRACHORUM de BUFO VULGARIS

(Fixation Sub. trl., Coloration H.)

- FIG. 227 à 238. Trophozoïtes montrant les détails cytologiques et les variations de l'appareil parabasal.
 FIG. 233 et 236. Appareils parabasaux isolés.
 FIG. 239. Division longitudinale de l'appareil parabasal.

- FIG. 240. Individu en état de prédivision avec deux appareils parabasaux.
 FIG. 241. Poussée de la nouvelle côte.
 FIG. 242 et 243. Migration du complexe chromatique vers la région centrale. En 243, on aperçoit nettement le rhizoplaste.
 FIG. 244. Métaphase.
 FIG. 245. Télophase.
 FIG. 246 à 248. Poussée des nouveaux axostyles.

PLANCHE XVII

TRICHOMONAS BATRACHORUM de *BUFO VULGARIS*
 (Coloration H. E.)

- FIG. 249. à 256. L'enkystement. Sub. Tri.
 FIG. 257 à 263. L'évolution à partir du stade *Trinitus*. Bo. U.

TRICHOMONAS LACERTAE de *ZOOTOCA VIVIPARA*

- FIG. 264 à 266. Trophozoïtes montrant les détails cytologiques. Fl. Pr.
 FIG. 267. Trophozoïte vu par le bord dorsal. Fl. Pr.

TRICHOMONAS ALEXEIEFFI de *L'ANGUIS FRAGILIS*

- FIG. 268 et 269. Trophozoïtes avec l'appareil parabasal mis en évidence. Fl.
 FIG. 270 et 271. Trophozoïtes ne montrant pas l'appareil parabasal. Bo. Dub.

TRICHOMONAS AUGUSTA de *BUFO CALAMITA*

- FIG. 272 à 274. Trophozoïtes. Fl.
 FIG. 275. Individu ayant subi pendant quelques minutes l'action des solutions alcalines légèrement hypotoniques. Fl.

TRICHOMONAS ANATIS de *ANAS BOCHAS DOM.*

- FIG. 276 et 277. Individus montrant les détails cytologiques. 276. Bo. 277. Vap. os. Fl.

PLANCHE XVIII

TRICHOMONAS (EUTRICHOMASTIX) COLUBRORUM de *TARENTOLA MAURITANICA*
 (Coloration H. E.)

- FIG. 278 à 286. Trophozoïtes montrant les divers détails de la structure. Vap. os.
 FIG. 287 et 288. Jeunes stades. Vap. os.

TRICHOMONAS (EUTRICHOMASTIX) TRICHOPTERAE de *CTENOPHORA ELEGANS*

- FIG. 289 et 290. Trophozoïtes avec l'appareil parabasal appliqué contre le noyau. Ac. os. Bo U.

TRICHOMONAS CAVIAE de *CAVIA COBAYA*

- FIG. 291 et 292. Trophozoïtes montrant les divers éléments structuraux. 291. Vap. os. 292. Sch.
 FIG. 293 à 304. Evolution à partir du stade *Trinitus*. Bo. U.

TRICHOMONAS MURIS de *MUS MUSCULUS*

- FIG. 305. Trophozoïte. Vap. os.

HEXAMASTIX BATRACHORUM de *MOLGE PALMATA*

- FIG. 306 et 307. Trophozoïtes. Fl.

HEXAMASTIX GRYLLOTALPAE de *GRYLLOTALPA GRYLLOTALPA*

- FIG. 308. Trophozoïte. Ac. os. Bo. U.

PLANCHE XIX

HEXAMASTIX GRYLLOTALPAE de *GRYLLOTALPA GRYLLOTALPA*
(Coloration à l'H. E.)

FIG. 309. Trophozoïte. Sch.

FIG. 310. Petit individu avec une ligne de grains frontaux. Sch.

FIG. 311. Individu binucléé avec un seul appareil flagellaire. Bo.

FIG. 312. Télophase.

*CHILOMASTIX CAULLERYI*FIG. 313 à 315. Individus montrant les détails de la structure cytologique. Vap. os. 313 et 315, de *Salamandra maculosa*. 314, de *Pelodytes punctatus*.*TRYPANOSOMA PLATYDACTYLI* de *TARENTOLA MAURITANICA*FIG. 316. Trophozoïte. Vap. os. $\times 2300$.*HERPETOMONAS PYRRHOCORIS* de *PYRRHOCORIS APTERUS*

FIG. 317. Trophozoïte. Vap. os.

TRYPANOSOMA BRUCEI de *MUS MUSCULUS*

FIG. 318. Trophozoïte. Vap. os.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Les affinités des Algues inférieures avec les Flagellés.

Géologie. — Les terrains primaires de la Montagne Noire.

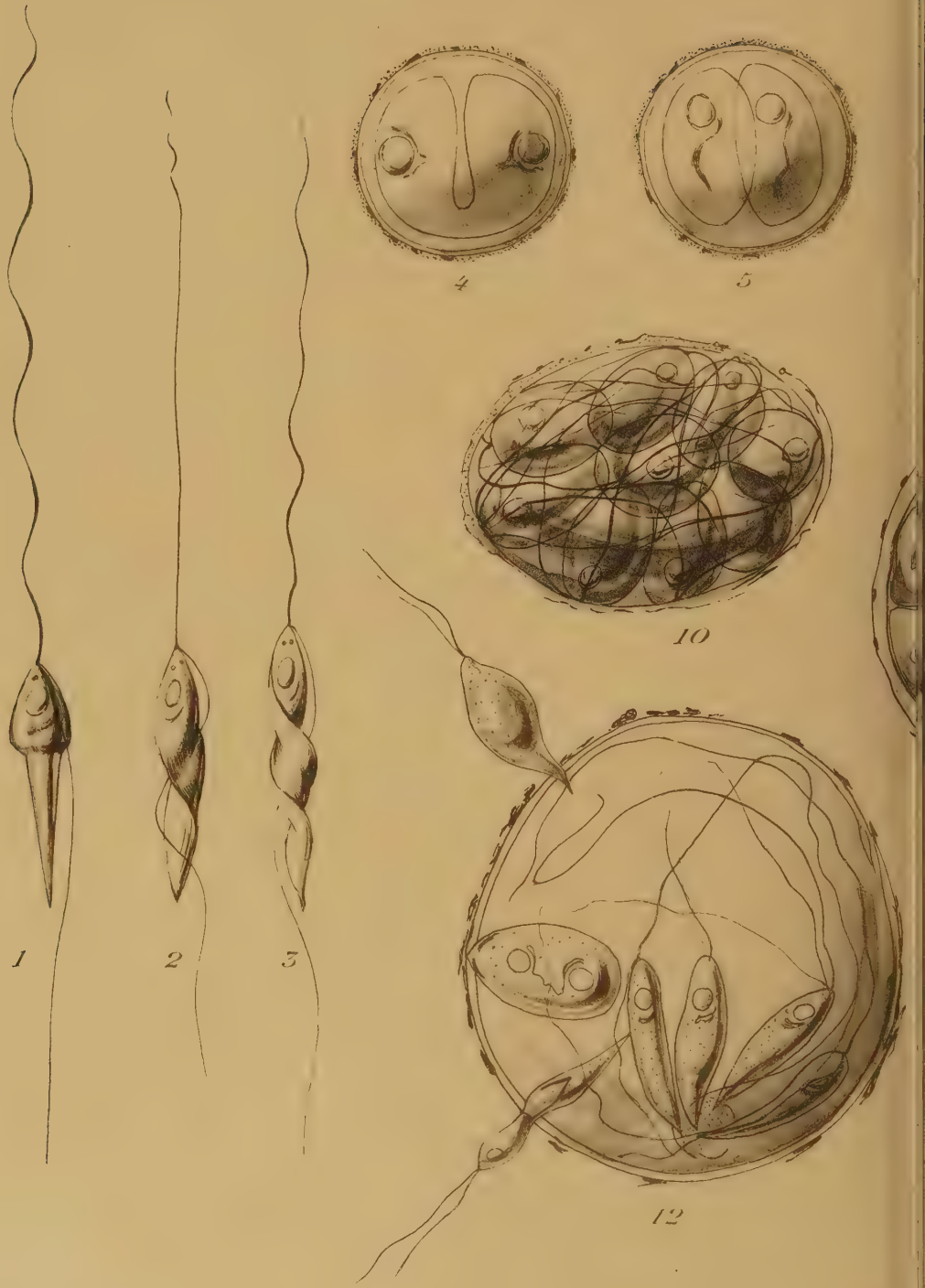
Vu et approuvé.

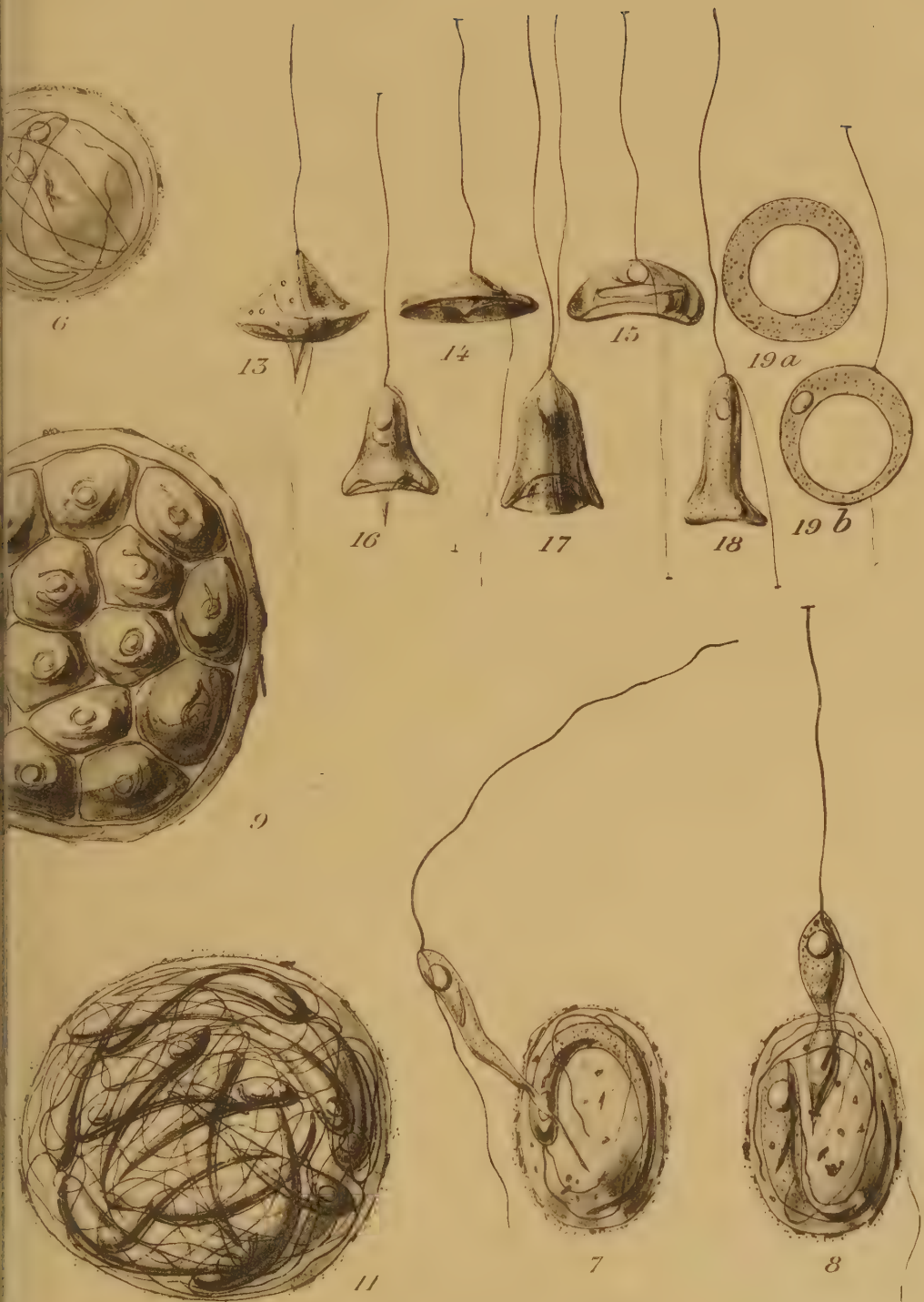
Paris, le 3 Juin 1926.

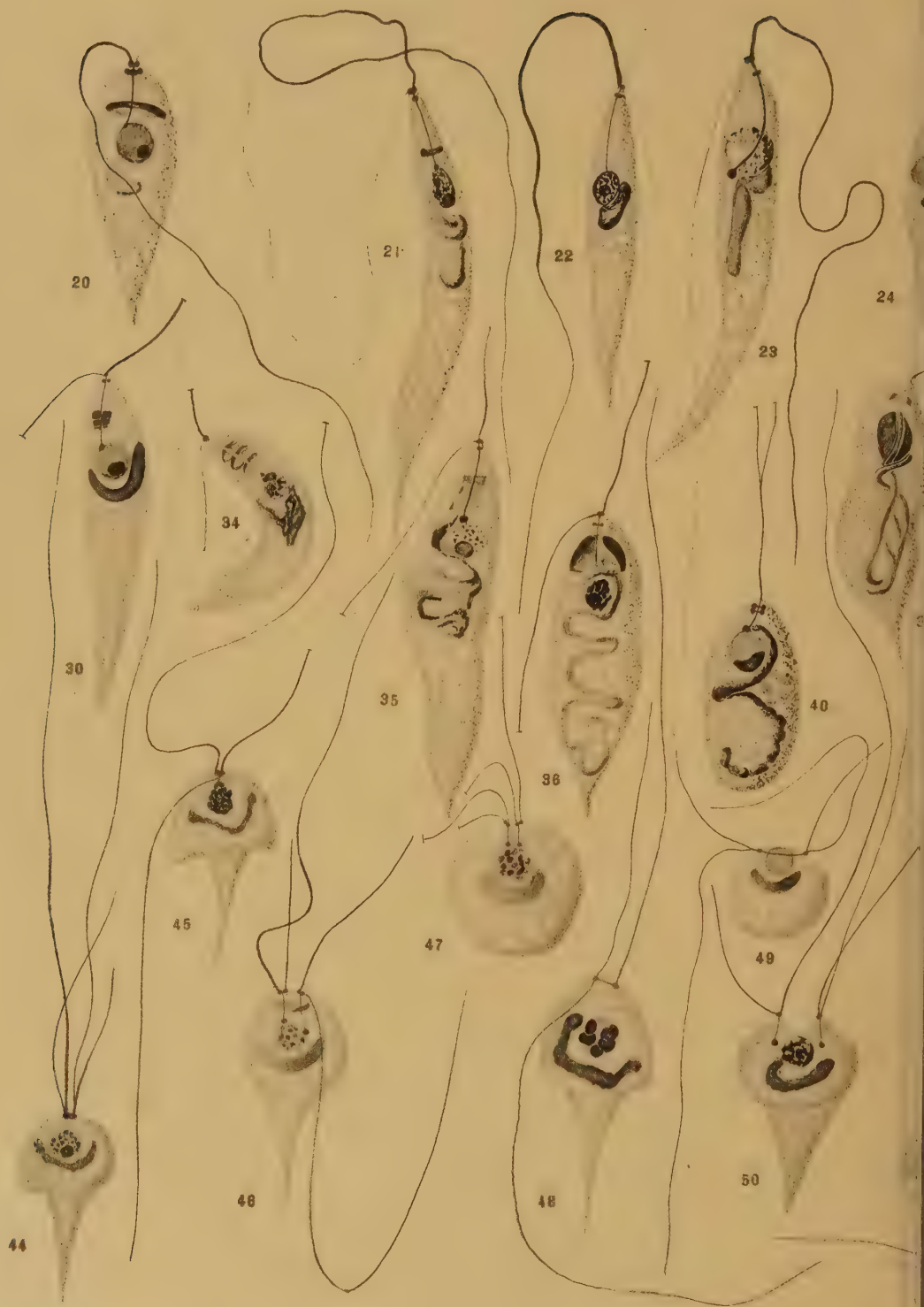
LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
MOLLIARD.

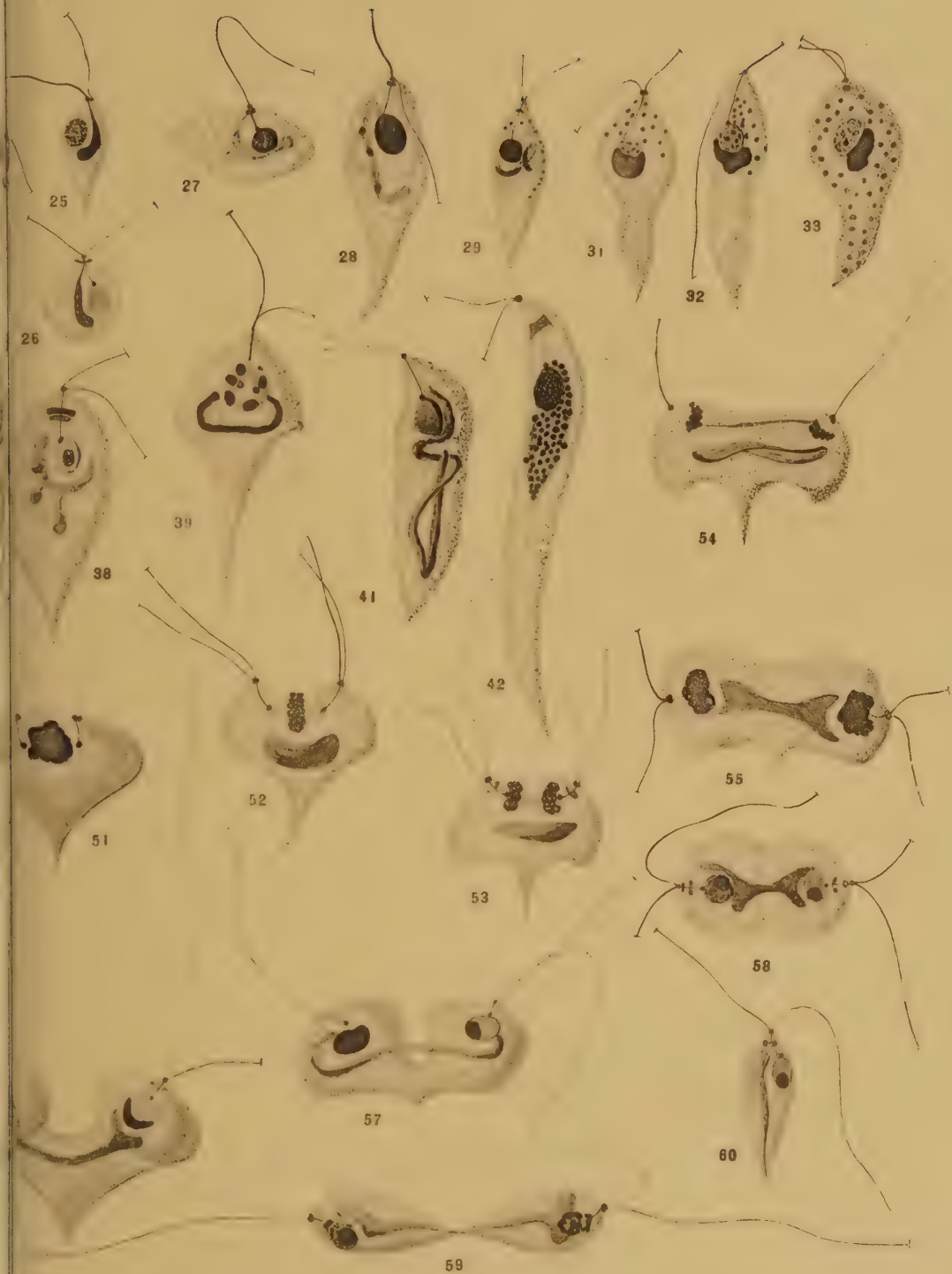
Vu et permis d'imprimer.

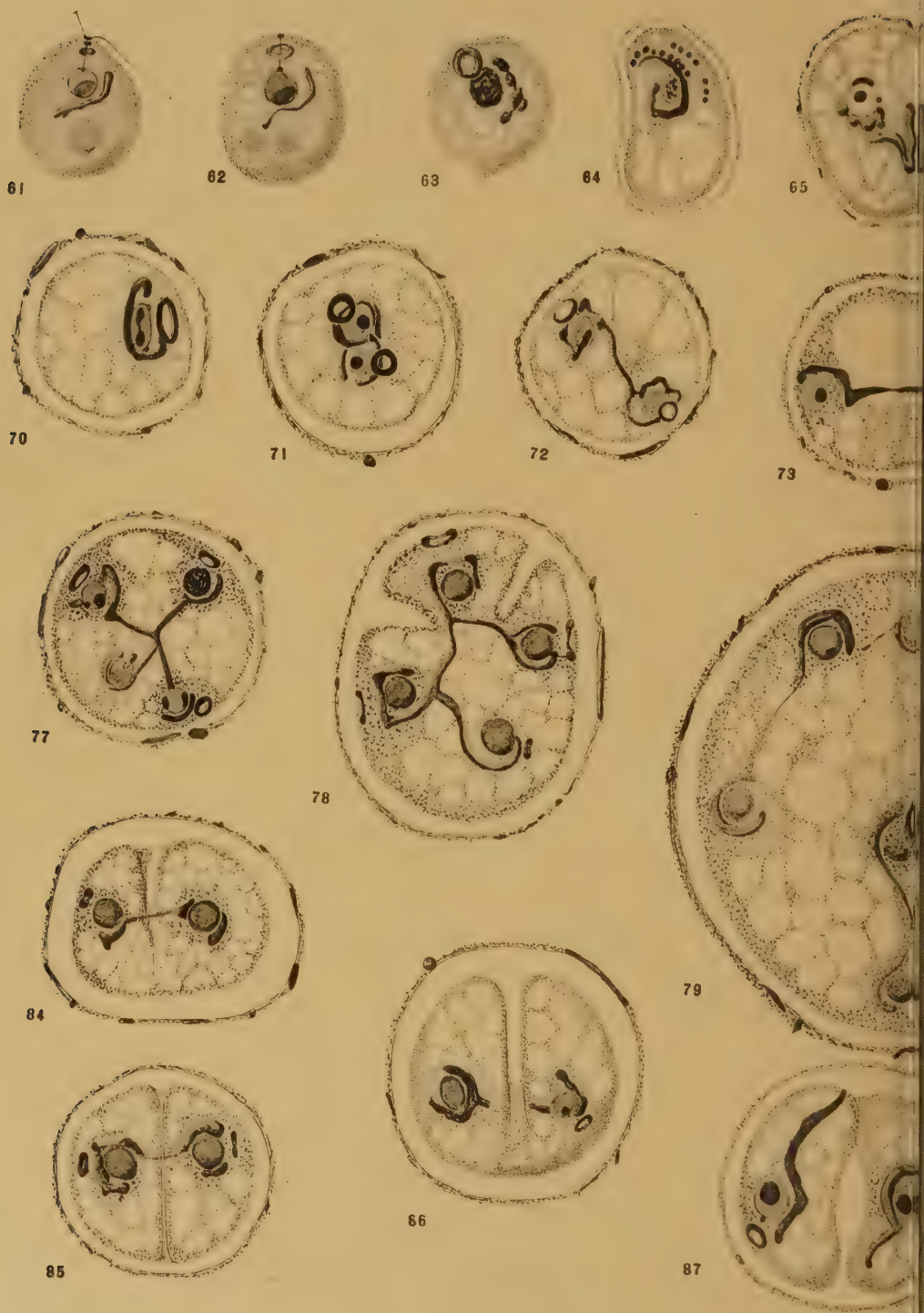
LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
P. LAPIE.

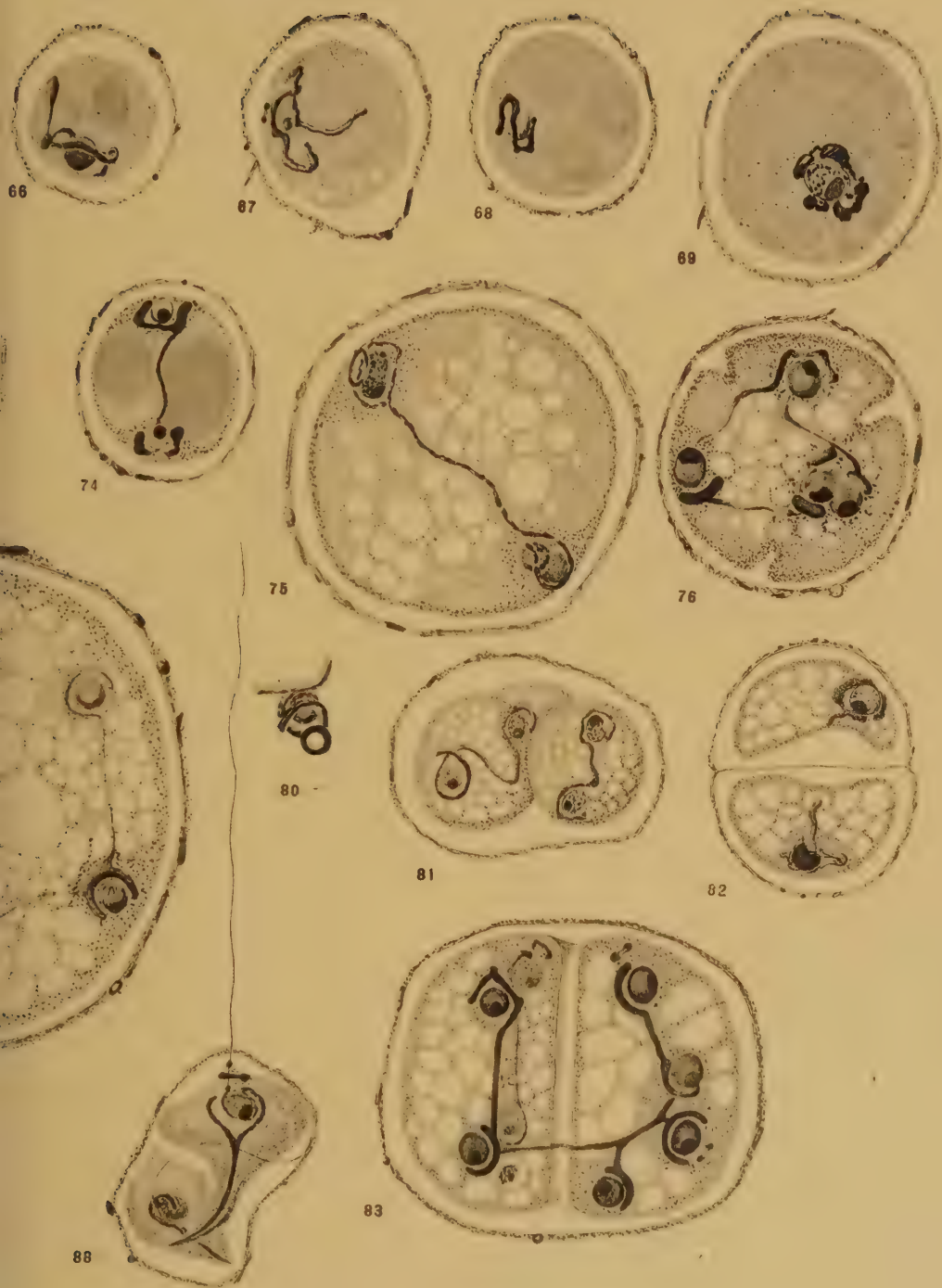






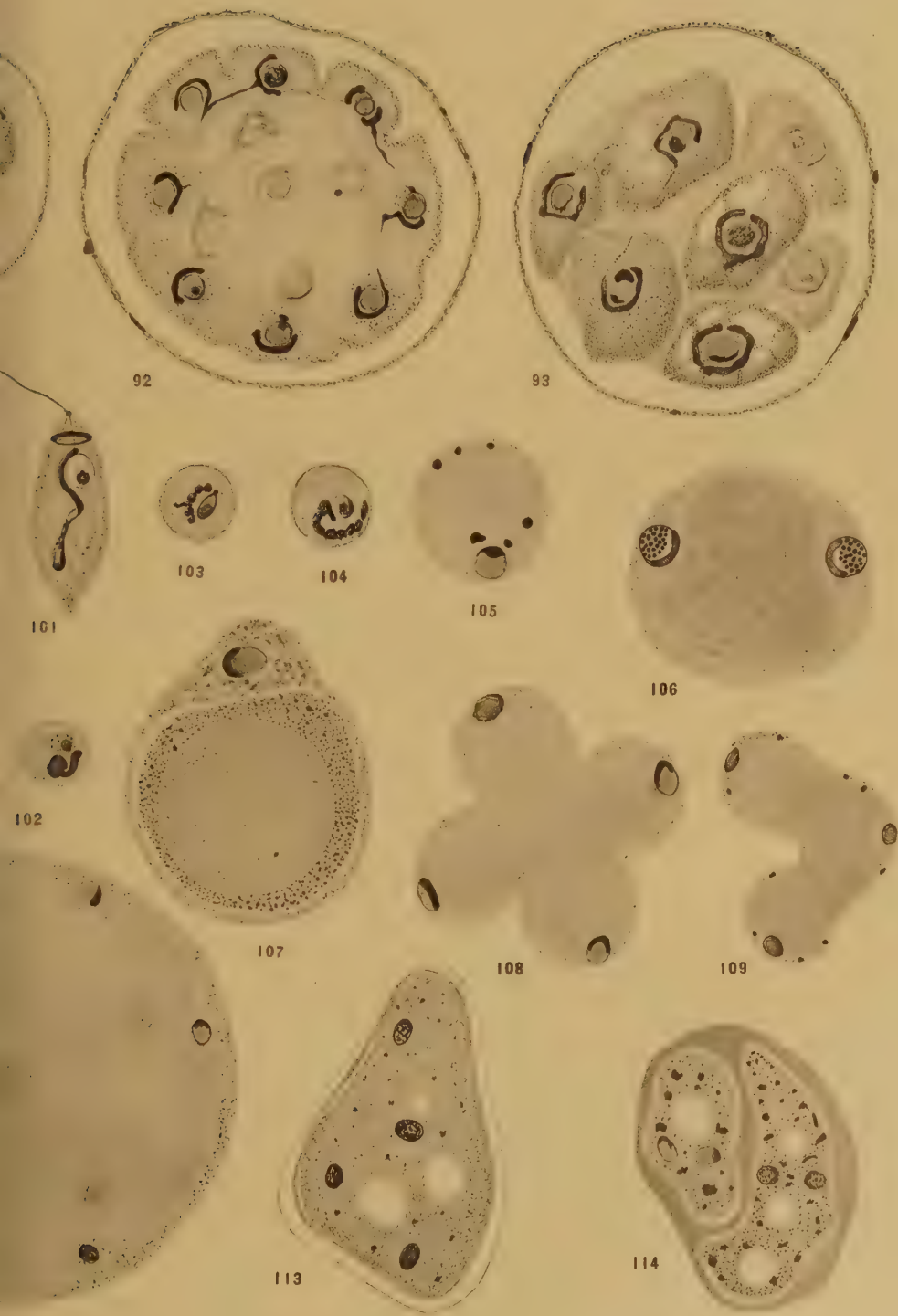




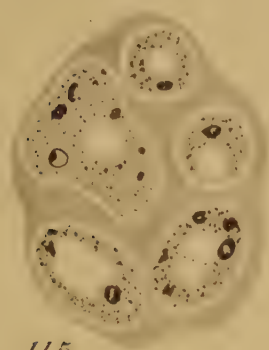




Grassé del.



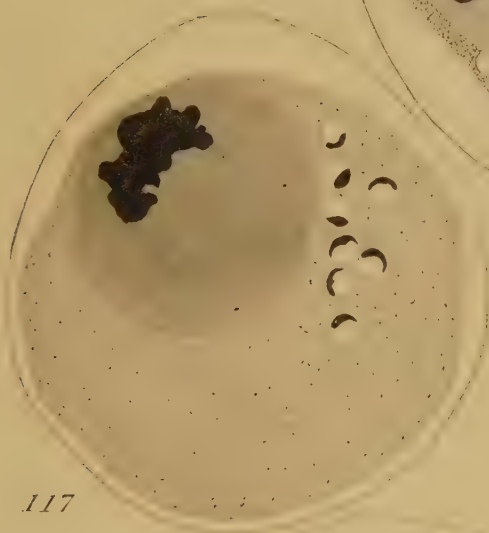
Imp. Catala frères, Paris.



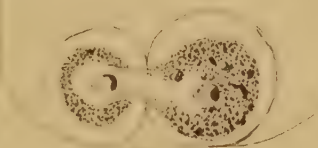
115



116



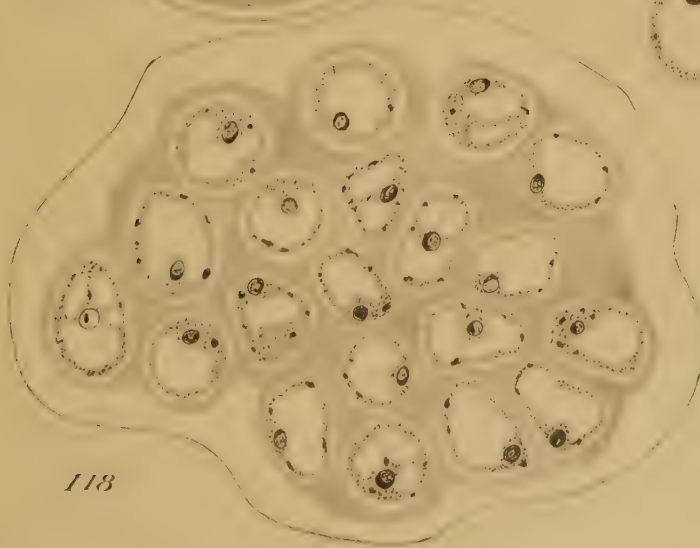
117



119



120



118

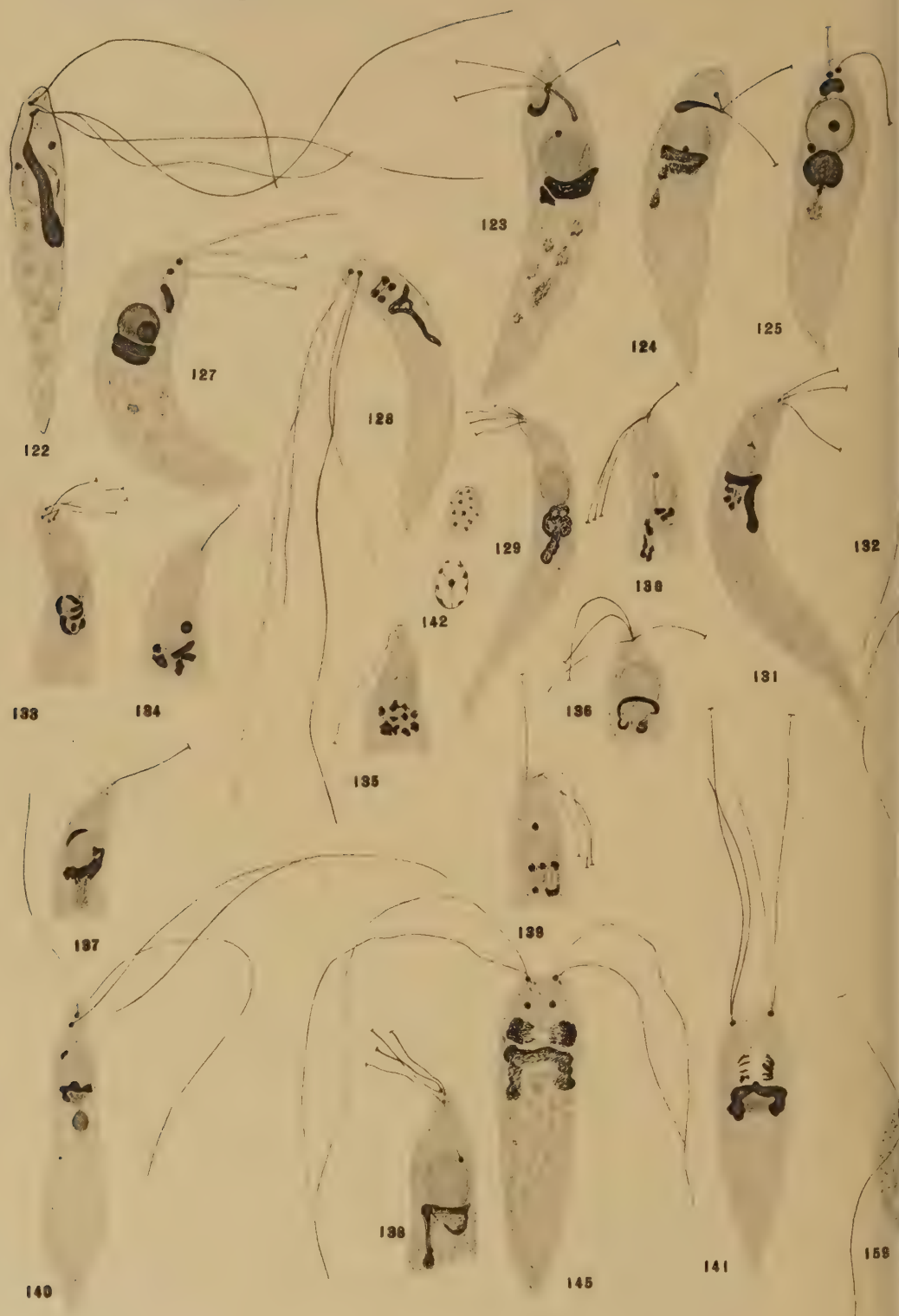


121

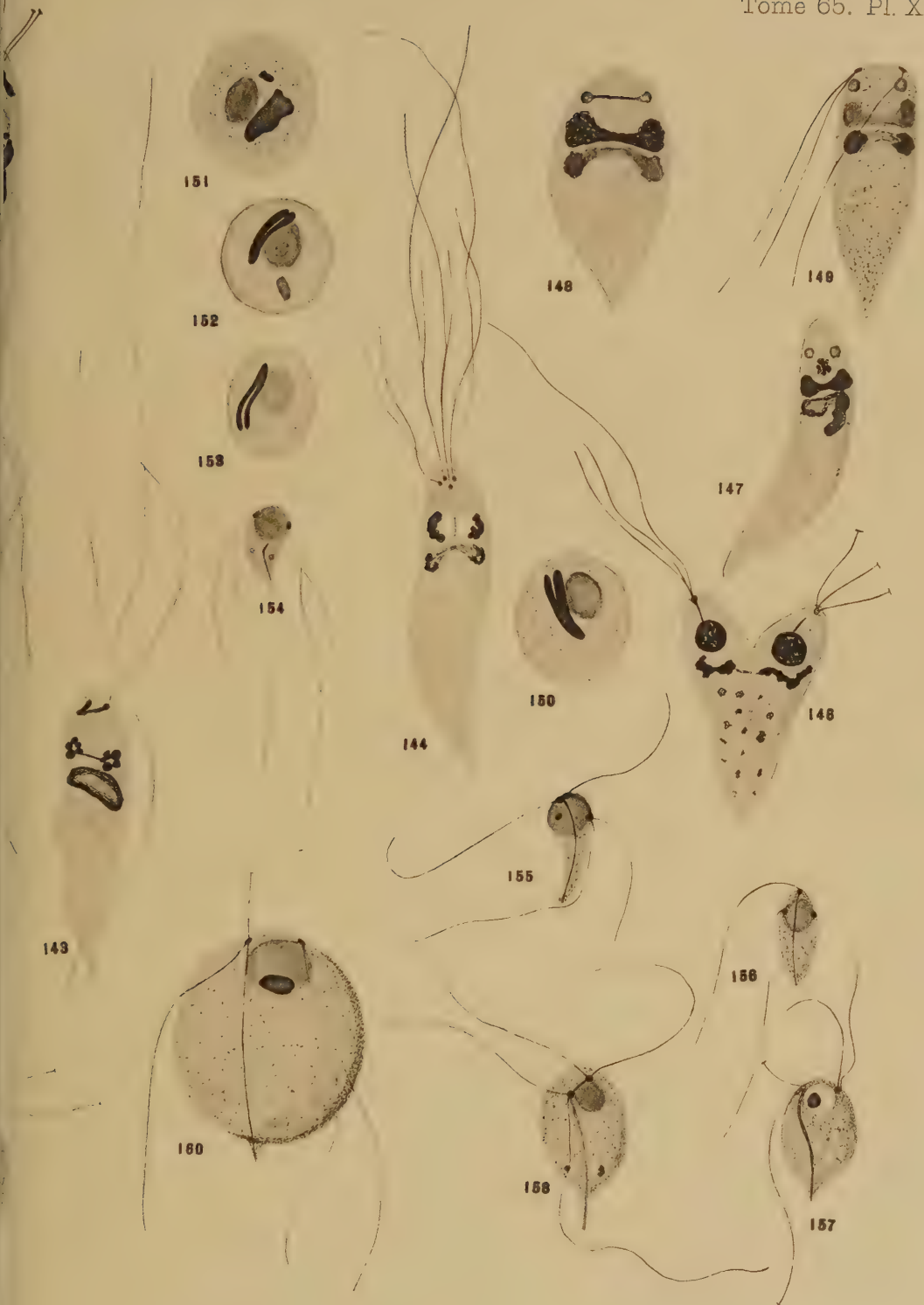
Grassé del.

Imp. Catala frères, Paris.

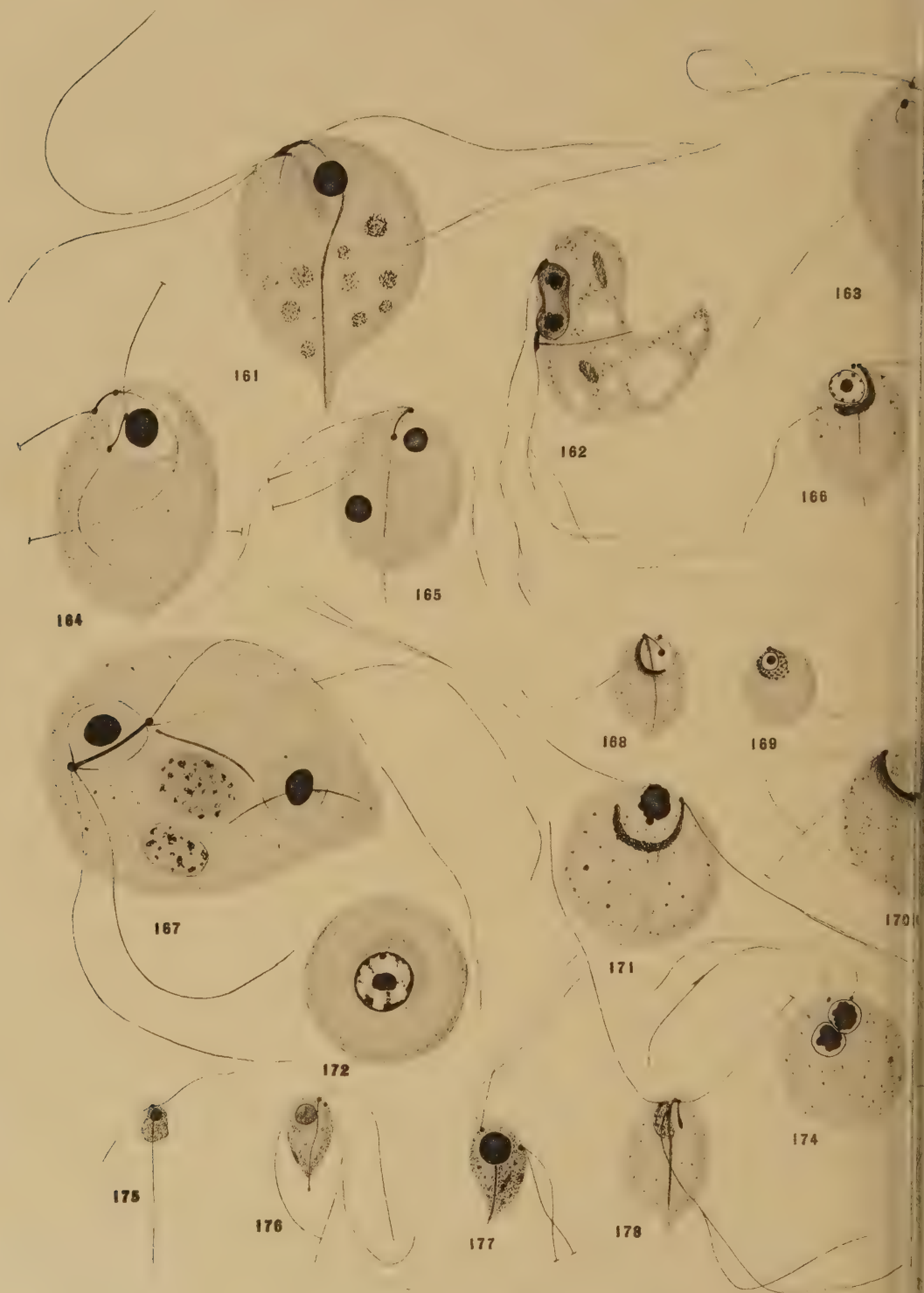
FLAGELLÉS PARASITES



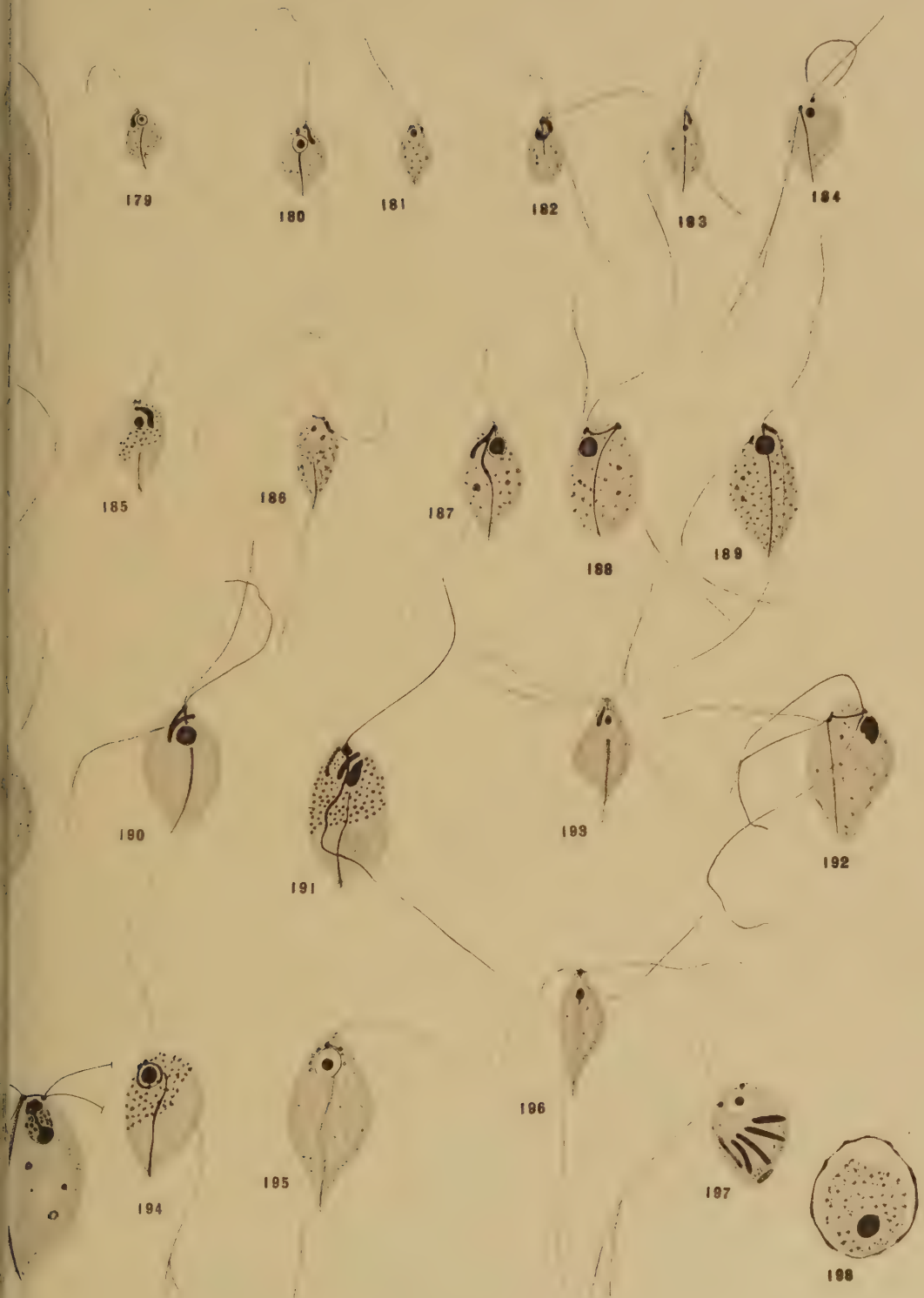
Grassé del.

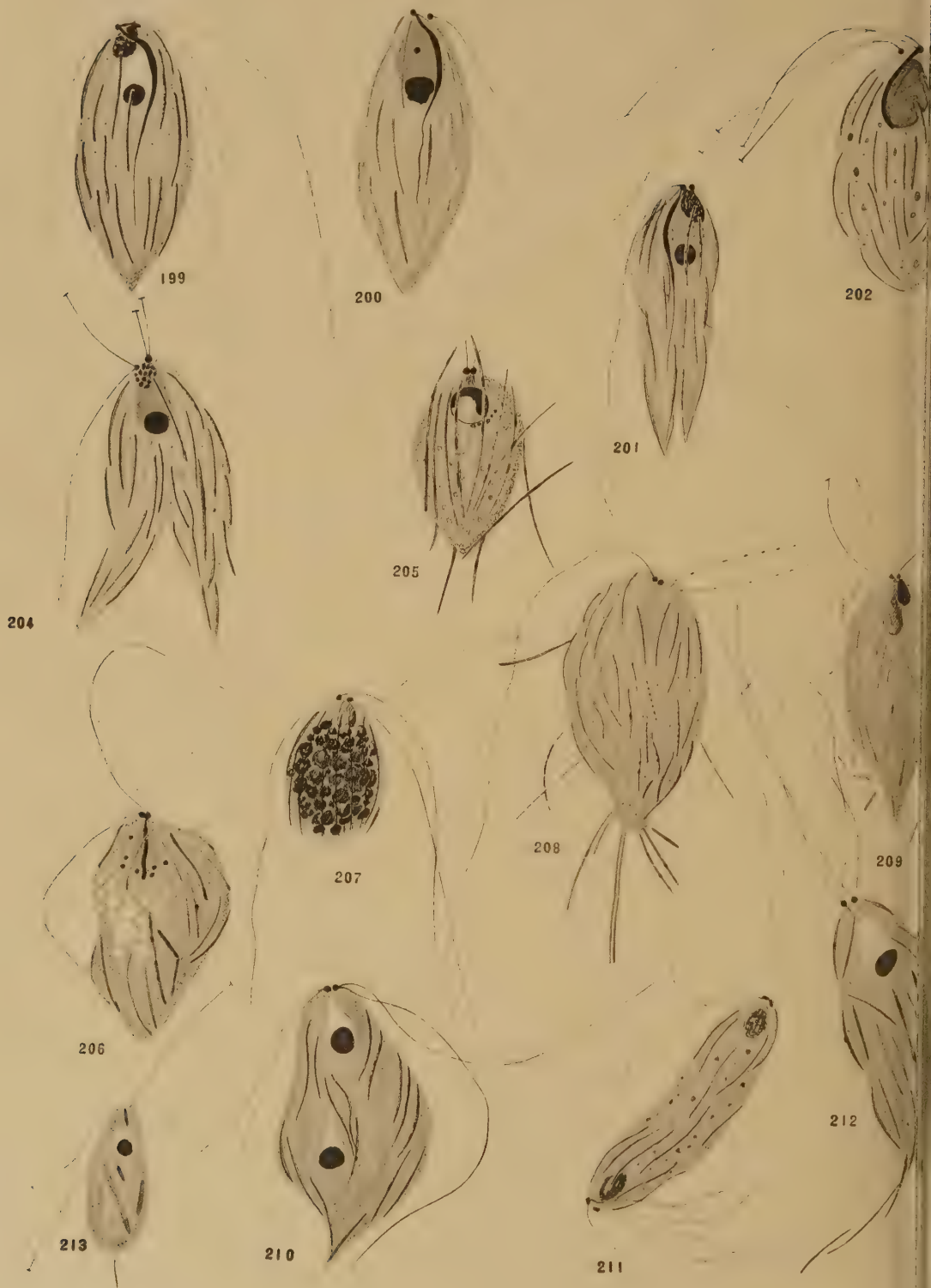


Imp. Catala frères, Paris.

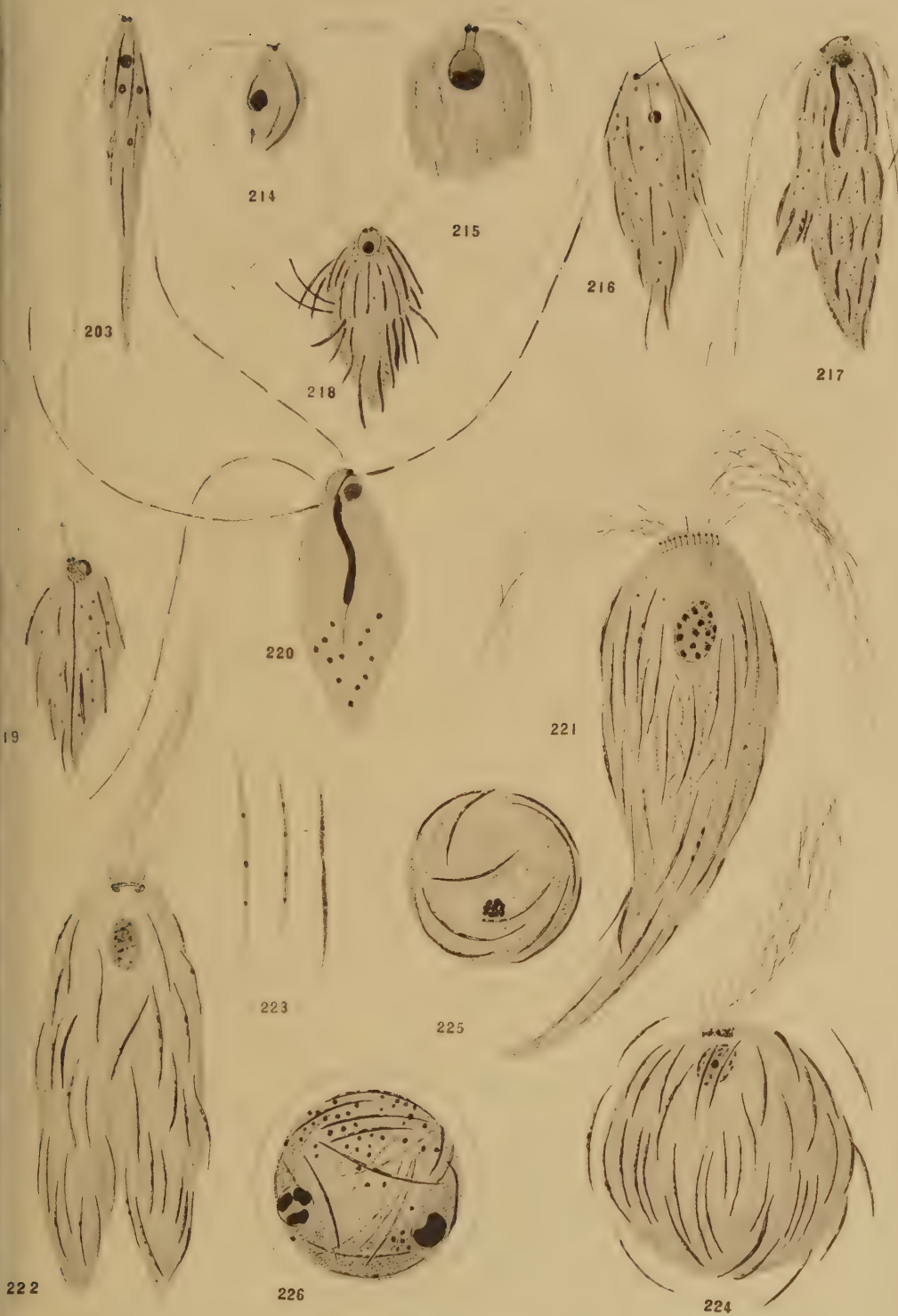


Grassé del.



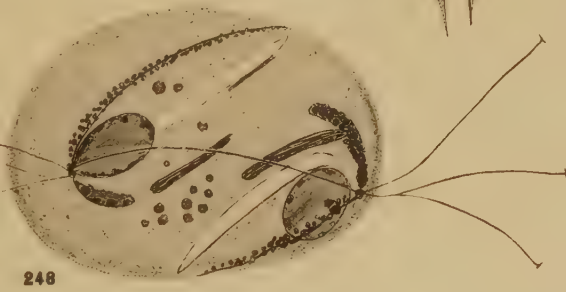
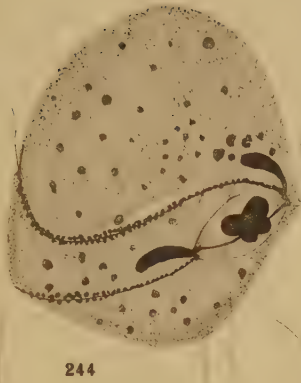


Grassé del.

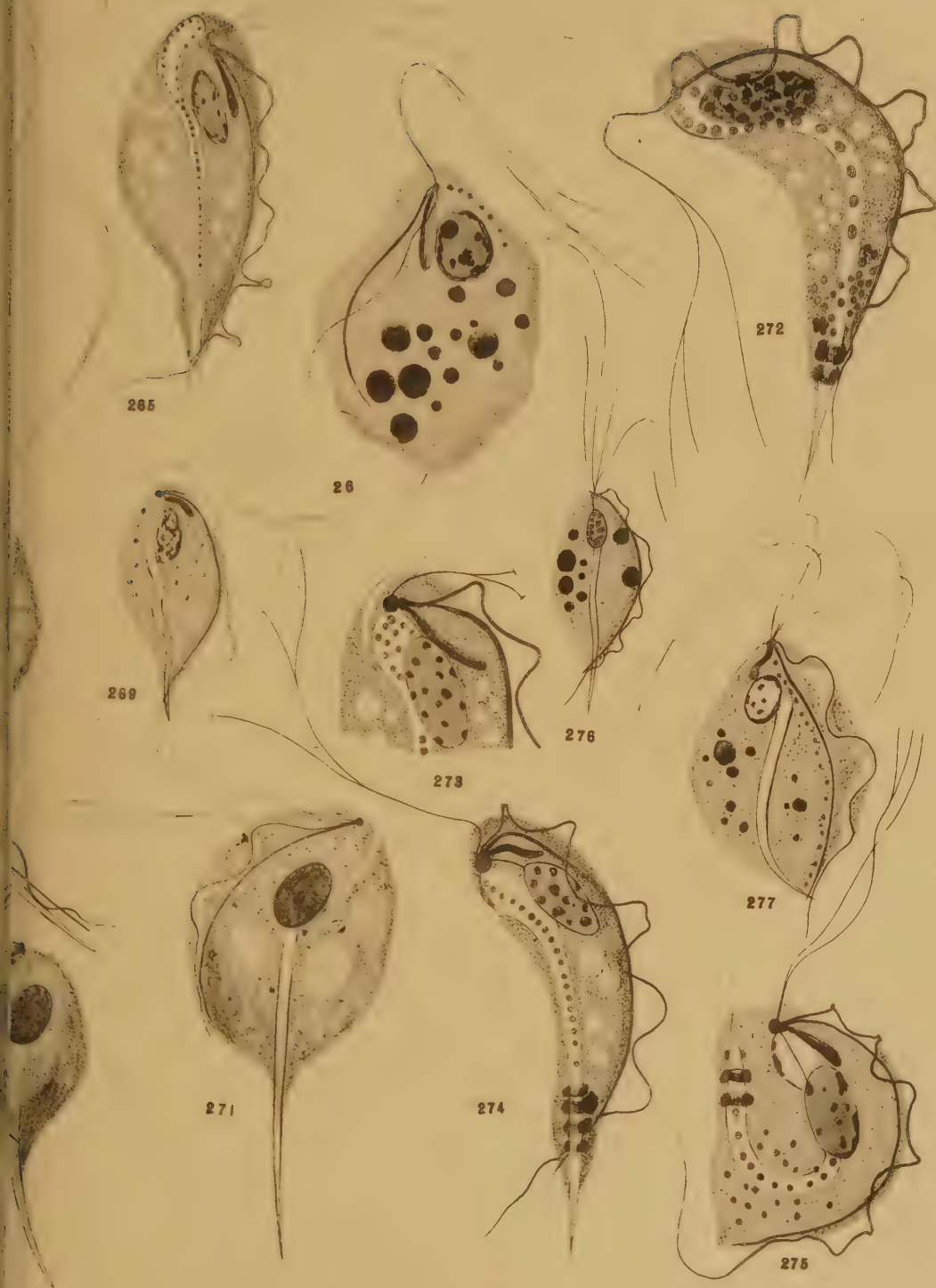


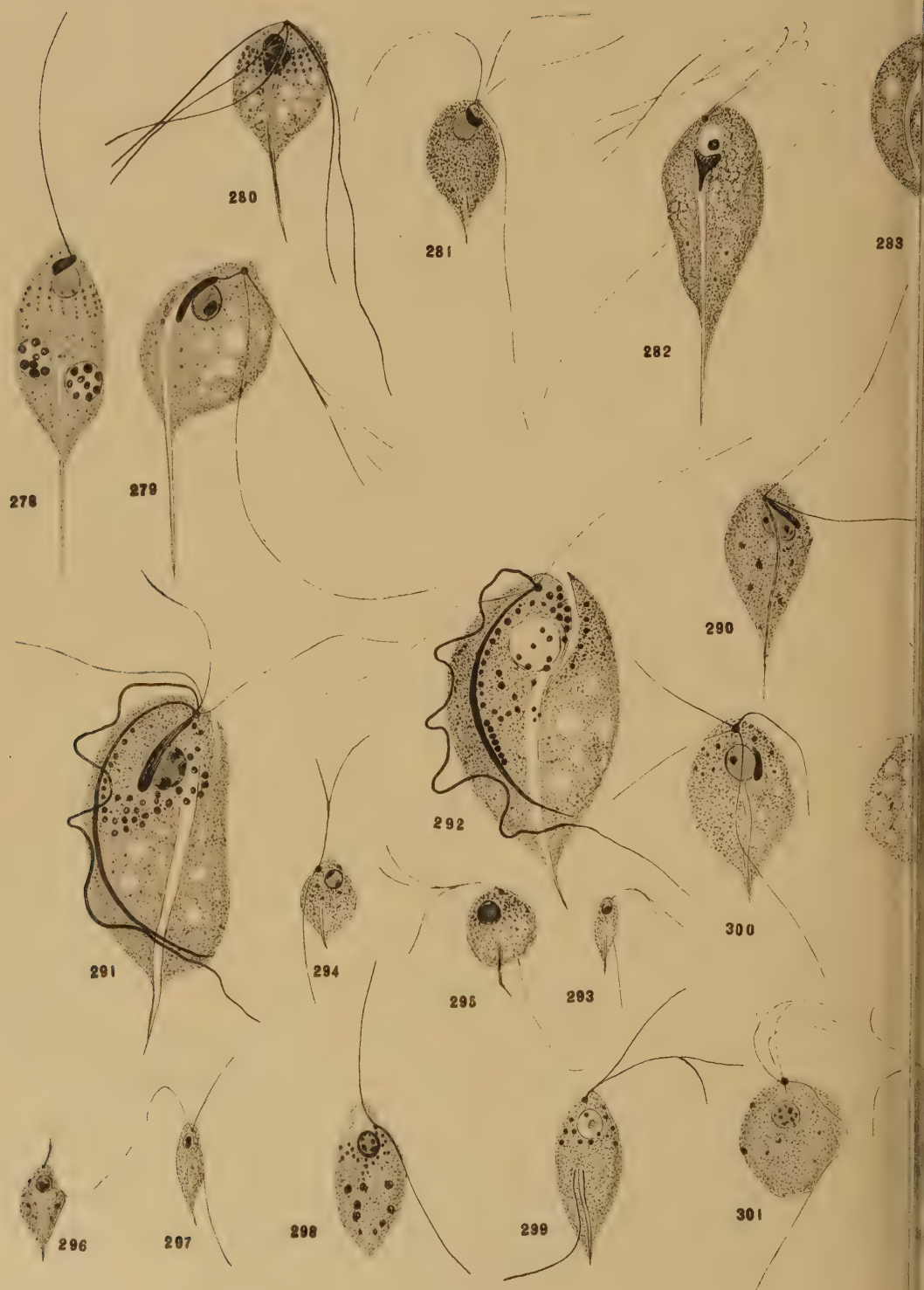


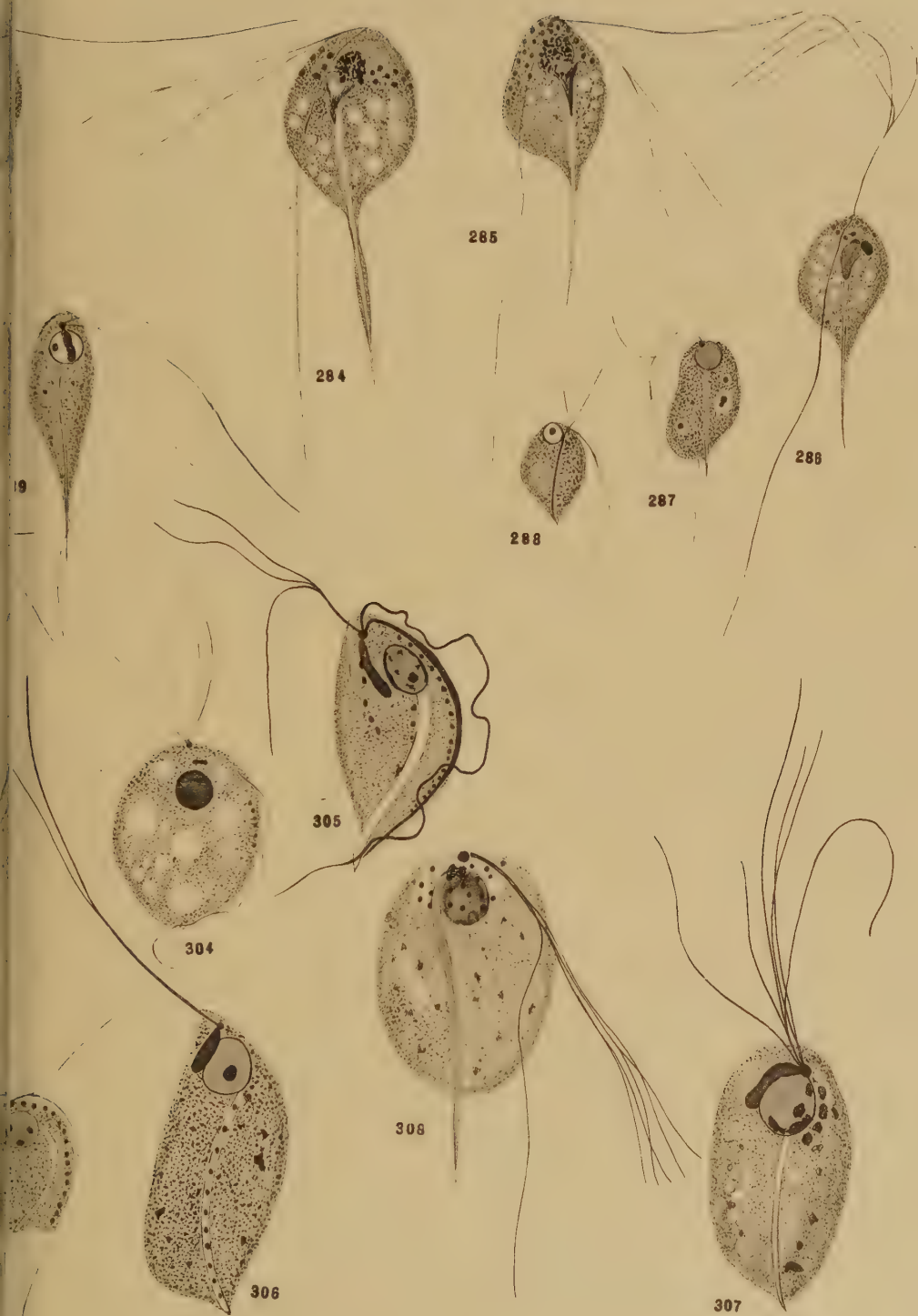
Grassé del.













Grassé del.

Imp. Catala Frères, Paris.

FLAGELLÉS PARASITES

